CLAUS-GROBBEN

LEHRBUCH DER ZOOLOGIE

9. AUFLAGE

Marburg in Hessen

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung G. Braun

CLAUS-GROBBEN

LEHRBUCH DER ZOOLOGIE.

CLAUS-GROBBEN

LEHRBUCH

DER

ZOOLOGIE.

BEGRÜNDET VON

C. CLAUS

NEUBEARBEITET VON

DR. KARL GROBBEN,
O. Ö. PROFESSOR DER ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

DRITTE, UMGEARBEITETE AUFLAGE.

(NEUNTE NEUBEARBEITETE AUFLAGE DES LEHRBUCHES VON C. CLAUS.)

MIT 1029 ABBILDUNGEN.

HELIOPLANDRUCK 1921.

MARBURG IN HESSEN.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG (G. BRAUN).
1917.

VORWORT.

Wenige Tage nach dem Ableben von Carl Claus ist die Verlagsbuchhandlung wegen Neuausgabe des von Claus begründeten Lehrbuches der Zoologie an mich herangetreten.

Ungeachtet der Bedenken, daß das treffliche Buch einerseits eine gründliche, dem neuesten Stande der Wissenschaft entsprechende Neubearbeitung erfahren müsse, andrerseits die Arbeit einer noch so tiefgreifenden Neubearbeitung unterschätzt werde, habe ich mich zu dieser Aufgabe entschlossen, bestimmt durch den Umstand, daß ich mit dem Buche durch meine ganze Studien- und Lehrzeit verbunden war und mich bereits an der Herstellung der ersten illustrierten Ausgabe beteiligte.

Mit dem Drucke des Buches wurde im Januar 1902 begonnen. Derselbe schritt langsam vor, da nicht bloß eine mächtig angewachsene Literatur zu berücksichtigen war, sondern auch die neuere Systematik und die durch die Nomenklaturbestimmungen hervorgerufenen Änderungen in der Bezeichnung der Tierformen tunlichst Berücksichtigung finden sollten. Um den Übergang zu der in den letzten Dezennien vielfach in Gebrauch gewesenen, nun aufgelassenen Namensbezeichnung zu erleichtern, wurden teilweise die aufgelassenen Namen in Klammern beigefügt.

Bei der Durcharbeitung des speziellen Teiles hat sich gegenüber der allgemeinen Übersicht die Notwendigkeit einiger Änderungen im System ergeben. Auch konnten einige Arbeiten, welche während des Druckes erschienen sind, nicht mehr berücksichtigt werden. Der Umfang des Textes dürfte jenem der vorhergehenden Ausgabe ziemlich gleichkommen.

Die Zahl der Abbildungen erscheint vermehrt, einige veraltete Figuren sind durch neue, zum Teil Originale ersetzt, die durch den Zusatz (Original) bezeichnet sind. Die von der früheren Auflage übernommenen Originale wurden zum Unterschiede ohne Bezeichnung gelassen, während bei den übrigen Figuren die Quelle angegeben ist.

Die neuen Abbildungen sind bis auf einige neue Holzschnitte, die gleich den früheren in der artistischen Anstalt R. v. Waldheim — Jos. Eberle & Co. in Wien ausgeführt wurden, in der photo-chemigraphischen Hof-Kunstanstalt C. Angerer & Göschl, Wien, in Zink hergestellt worden. Die Zeichnungen wurden von dem Lehrer für naturwissenschaftliches Zeichnen an der Universität in Wien Herrn Adolf Kasper ausgeführt. Den Druck des Buches besorgte die Wiener Druckerei Gottlieb Gistel & Cie.

Bei meiner Arbeit habe ich insbesondere mit Literatur auf dem Gebiete der Systematik vielfach Unterstützung erfahren. In erster Linie gedenke ich in Dankbarkeit der k. u. k. Familienfideikommiß-Bibliothek in Wien, aus der mir behufs Herstellung einer neuen Zeichnung von Didunculus das in derselben befindliche wertvolle Werk Gould's, The Birds of Australia, zu benützen gestattet war. Mein bester Dank sei ferner den Herren des k. k. zoologischen Hofmuseums sowie den Herren meines Institutes Prof. Th. Pintner und Dr. F. Werner für ihre Unterstützung in gleicher Richtung hier zum Ausdrucke gebracht. Zu besonderem Danke bin ich meinem Assistenten Herrn Dr. Mario Štenta verpflichtet, der mir die Korrektur besorgen half und sich dieser Arbeit mit großer Umsicht und Sorgfalt unterzog.

Schließlich soll anerkennend hervorgehoben werden, daß die Verlagsbuchhandlung N. G. Elwert in Marburg in Hessen allen erforderlichen Herstellungen, dem Buche eine würdige Ausstattung zu geben, bereitwillig zustimmte.

Dem Buche in seiner neuen Ausgabe kann ich nur den Wunsch mit auf den Weg geben, daß es in jeder Hinsicht die Folge des alten bilde.

Wien, 8. Mai 1905.

K. Grobben.

VORWORT ZUR ZWEITEN AUFLAGE.

Der Umstand, daß schon drei Jahre nach Abschluß der ersten Auflage an die Herstellung einer zweiten herangetreten werden mußte, gewährt den Beweis für die Richtigkeit der Gesichtspunkte, die den Neubearbeiter des Buches geleitet haben.

Die Neuauflage wurde nach den gleichen Gesichtspunkten weiter ausgebaut, der Text und die Zahl der Abbildungen erscheinen etwas vermehrt, einige veraltete Figuren sind durch neue ersetzt.

Die neuen Abbildungen sind in der photo-chemischen Hof-Kunstanstalt C. Angerer & Göschl in Wien in Zink hergestellt worden, die Zeichnungen rühren von der bewährten Hand des Lehrers für naturwissenschaftliches Zeichnen an der Universität in Wien Herrn Adolf Kasper her. Den Druck der zweiten Auflage besorgte die bekannte Wiener Druckerei Adolf Holzhausen.

Bei meiner Arbeit habe ich auf dem Gebiete der speziellen Systematik bei den Herren des k. k. zoologischen Hofmuseums Unterstützung erfahren, wofür ihnen an dieser Stelle mein bester Dank ausgesprochen sei. Ich danke ferner Herrn Dr. R. Hartmeyer vom Museum für Naturkunde in Berlin für seine freundlich angebotene Durchsicht der vollständig umgestalteten systematischen Übersicht der sedentären Ascidien. Schließlich sage ich den Herren meines Institutes Herrn Prof. Dr. Th. Pintner und Herrn Dr. K. Miestinger für vielfache Unterstützung meinen herzlichen Dank; zu besonderem Danke bin ich aber Herrn Prof. Dr. Fr. Werner verpflichtet, der mir auch die Korrektur besorgen half.

Schließlich möchte ich nicht versäumen anzuerkennen, daß die Verlagsbuchhandlung N. G. Elwert in Marburg in Hessen allen erforderlichen Neuherstellungen bereitwillig zugestimmt hat.

Möge die neue Auflage dieselbe Zustimmung finden wie die erste.

Wien, 1. März 1910.

K. Grobben.

VORWORT ZUR DRITTEN AUFLAGE.

Schon drei Jahre nach Ausgabe der zweiten Auflage mußte an die Herstellung einer dritten herangetreten werden. Dem Neubearbeiter gewährt dieser Umstand erneute Befriedigung, daß die ihn bei seiner Arbeit leitenden Gesichtspunkte als richtig sich erwiesen haben.

Der weitere Ausbau der Neuauflage erfolgte nach den gleichen Gesichtspunkten. Text und Abbildungen sind abermals etwas vermehrt, einige veraltete Figuren durch bessere ersetzt. Als Neuerung erscheint in dieser Auflage die Angabe der Vergrößerung, beziehungsweise Verkleinerung bei den Habitusbildern.

Der Druck der dritten Auflage wurde bereits im Frühjahr 1914 begonnen, erfuhr jedoch durch den Ausbruch des Weltkrieges eine Verzögerung. Auch ist es in der durch den Krieg bedingten Störung des internationalen Verkehrs begründet, wenn die Literaturangaben aus dieser Zeitperiode gewisse Lücken aufweisen sollten.

Die neuen Abbildungen sind wie bei den früheren Auflagen in der photo-chemischen Hof-Kunstanstalt C. Angerer & Göschl in Wien in Zink hergestellt worden, die neuen Zeichnungen rühren auch diesmal von der bewährten Hand des Lehrers für naturwissenschaftliches Zeichnen an der Universität in Wien Herrn Adolf Kasper her. Den Druck der dritten Auflage besorgte die bekannte Wiener Druckerei Adolf Holzhausen.

Bei meiner Arbeit habe ich auf dem Gebiete der speziellen Systematik bei den Herren des k. k. zoologischen Hofmuseums Unterstützung erfahren; ihnen sei an dieser Stelle mein bester Dank ausgesprochen. Ich danke ferner bestens Herrn Prof. Dr. R. Hartmeyer vom Museum für Naturkunde in Berlin für seine neuerliche Durchsicht der systematischen Übersicht der sedentären Ascidien. Schließlich sage ich den Herren meines Institutes Herrn Prof. Dr. Th. Pintner, insbesondere aber Herrn Prof. Dr. Fr. Werner meinen herzlichen Dank für ihre freundliche Mithilfe bei der Korrektur.

Ich möchte endlich nicht versäumen, aufrichtig anzuerkennen, daß die Verlagsbuchhandlung N. G. Elwert in Marburg in Hessen allen erforderlichen Neuherstellungen bereitwillig zugestimmt hat.

Der Neuauflage gebe ich den Wunsch auf den Weg, daß sie die gleiche zustimmende Aufnahme wie die zwei ersten Auflagen finden möge.

Wien, 20. Oktober 1916.

K. Grobben.

INHALTSVERZEICHNIS.

Allgemeiner Teil.

Spezieller Teil.

Berichtigungen und Zusätze.

Seite 3 Zeile 11 von unten statt „Embryonalstadien“: „Entwicklungsstadien“.
„ 23 „ 15 „innerhalb“ fällt weg.
„ 27 „ 27 statt „erkannt worden sind“: „angesehen werden“.
„ 50 „ 7 von unten statt „Ordnung *Ichthyornithes*“: „*Odontotormae*“.
„ 57 „ 8 vor „durch“ einzufügen: „teilweise“.
„ 64 „ 11 von unten statt „*Palaemonetes varians*“: „*Periclimenes migratorius*“.
„ 65 „ 13 statt „*puteanus*“: „*stygius*“.
„ 65 „ 19 statt „*Ilyocryptus*“: „*Iliocryptus*“.
„ 84 „ 2 von unten nach „Einwirkung“ muß es heissen: „dieser Faktoren und insofern als die Wirkung dieser Faktoren auch die Keimzellen als integrierende Teile des Körpers trifft“.
„ 97 „ 1 „Ed. van Beneden und“ fällt weg.
„ 97 „ 1 statt „haben“: „hat“.
„ 97 „ 5 zuzufügen hinter „bleiben“: „(*Kontinuität der Chromosomen* C. Rabl, *Individualitätshypothese der Chromosomen* O. Hertwig)“.
„ 97 „ 20 zuzufügen hinter „Stücke“: „wie sie auch nach rasch aufeinanderfolgenden Kernteilungen eintreten kann“.
„ 98 „ 15 u. ff. statt „*Endoplasma*“: „*Entoplasma*“.
„ 151 „ 13 von unten statt „*Phyllodromia*“: „*Blattella*“.
„ 164 Fig. 131 Zeile 4 statt „Mitteldarm“: „Dünndarm“.
„ 171 Zeile 9 von unten statt „*marmota*“: „*marmotta*“.
„ 172 Fig. 140 statt „*Lampyris*“: „*Phausis*“.
„ 172 Anmerkung zuzufügen: „E. Geipel, Beiträge zur Anatomie der Leuchtorgane tropischer Käfer. Zeitschr. f. wiss. Zool. CXII, 1915“.
„ 173 Zeile 4 von unten hinter „*Lampyris*“ zuzufügen: „*Phausis*“.
„ 173 „ 3 von unten statt „*Lampyris*“: „*Phausis*“.
„ 190 „ 12 statt „*Vas deferens*“: „*Ductus deferens*“.
„ 193 Fig. 167 statt „*gibbosus*“: „*lophii*“.
„ 212 Zeile 20 hinter „gelangen“ einzufügen: „in manchen Fällen“.
„ 220 „ 4 vor „durch“ einzufügen: „zuweilen“.
„ 228 „ 12 von unten hinter „*Haie*“ zuzufügen: „*Reptilien*“.
„ 256 „ 1 statt „*Bodo*“: „*Heteromita*“.
„ 274 „ 19 statt „Boophilus“: „Margaropus“.
„ 320 Fig. 317 fehlt *Rf*
„ 401 Zeile 9 statt „*Endoparasitische*“: „*Entoparasitische*“.
„ 416 „ 21 statt „wohl“: „vielleicht“.
„ 417 „ 15 von unten statt „Periostomium“: „Peristomium“.
„ 419 „ 9 statt „wahrscheinlich“: „vielleicht“.
„ 458 „ 7 von unten statt „Kopfsegmente mit den Augen und ersten Antennen noch vier“: „primären (dem Kopflappen der Anneliden entsprechenden) Kopfabschnitte mit den Augen noch fünf“.
„ 458 „ 5 von unten vor „hinteren“ einzufügen: „vorderen und“.
„ 486 „ 6 statt „den“: „der“.
„ 494 „ 1 statt „*Kopfsegmente*“: „*Kopfabschnitte*“.
„ 495 „ 6 hinter „*Eumalacostraca*“ einzufügen: „(Grobben)“.

Seite 520 Anmerkung zuzufügen: „Bathynella natans und ihre Stellung im System. Zool. Jahrb. XL. 1915.
„ 606 Zeile 23 vor „schon“ einzuschalten: „meist“.
„ 618 „ 11 hinter „Kleiderlaus“ anzufügen: „Überträger des Fleckfi bers“.
„ 630 „ 3 statt „Kieferspinner“: „Kiefernspinner“.
„ 656 Anmerkung Zeile 13 von unten statt „Dreyfuß“: „Dreyfus“.
„ 675 Zeile 2 statt „Mantelfläche“: „Mantelfalte“.
„ 692 Anmerkung zuzufügen: „D. Br. Casteel, The cell-lineage and early larval del velopment of Fiona marina. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. LVI. 1905“.
„ 843 Zeile 6 von unten statt „*Lepidosteus*“: „*Lepisosteus*“.
„ 875 „ 10 statt „Zwitterwels“: „Zitterwels“.
„ 955 „ 22 statt „*Hesperonis*“: „*Hesperornis*“.
„ 965 „ 17 von unten statt „Kibitz“: „Kiebitz“.
„ 1048 „ 7 statt „Haidschnuke“: „Haidschnucke“.
„ 1050 Anmerkung Zeile 10 statt „3.“: „3“.

Allgemeiner Teil.

Allgemeine Eigenschaften der Organismen.

Stoffwechsel und Organisation. Form.

Den nicht organisierten Körpern gegenüber erscheinen die Organismen als in sich Bewegtes, als Träger des *Lebens*. Das Leben äußert sich in einer Summe von Tätigkeiten, welche an einen steten Verbrauch und Ersatz von Stoffen, den *Stoffwechsel*, geknüpft erscheinen. Wir sehen, daß die Organismen von außen Stoffe aufnehmen, die ihnen zur Nahrung dienen, daß sie auf Kosten dieser Nahrung wachsen und sich erhalten und daß sie andererseits Stoffe ausscheiden.

Alle Vorgänge in den Organismen unterliegen den allgemeinen in der anorganischen Natur giltigen Gesetzen. Nichtsdestoweniger verlaufen die chemischen Prozesse in den Organismen nicht immer unter gleichen Bedingungen wie nach den bisherigen Erfahrungen außerhalb der Organismen. Diese Tatsache läßt die besonderen in der lebenden Substanz bestehenden verwickelten Bedingungen, unter denen sich jene Prozesse in den Organismen vollziehen, als *vitale* bezeichnen, ohne deshalb die Annahme einer besonderen „Lebenskraft“ zu fordern.

Nicht alle Verrichtungen eines Organismus werden in gleicher Weise von allen Teilen desselben ausgeübt. Das Leben erscheint vielmehr als der Gesamteffekt aus dem harmonischen Zusammenwirken verschiedener werktätiger Teile, welche man als *Organe* bezeichnet und von denen jedes eine bestimmte Leistung ausübt.

Alle Organismen zeigen eine bestimmte *Form*, die abhängig ist zum Teil von der besonderen Beschaffenheit der den Körper aufbauenden Substanz, von der Lebensweise und der Art der Organisation.

Arbeitsteilung und Differenzierung.

Die Ausbildung von Organen ergibt sich als eine Folge der *Arbeitsteilung*, d. h. der Verteilung der Arbeiten eines Organismus unter seine einzelnen Teile. Arbeitsteilung bedingt wieder eine mit der besonderen Leistung verbundene verschiedene Ausbildung der Teile, welche als *Differenzierung* bezeichnet wird. Die Organe erscheinen somit als Differenzierungen infolge von Arbeitsteilung.

Je weiter die Arbeitsteilung bei einem Organismus fortgeschritten ist, um so höher erscheint derselbe differenziert. Aus der fortschreitenden Ar-

beitsteilung ergibt sich somit eine zunehmende Komplikation und Vervollkommnung der Organisation, deren verschiedene Stufen in den Reihen der Organismen ausgeprägt sind.

Korrelation der Organe.

Die Harmonie in dem Zusammenwirken der Organe eines Organismus beruht auf dem sich gegenseitig bedingenden Wechselverhältnisse, in welchem die einzelnen Organe nach Form, Größe und Leistung untereinander und zu dem Ganzen stehen. Die Größe eines Organes erscheint als die Folge des Maßes an Arbeit, welche dasselbe zu leisten hat, die Form desselben in Abhängigkeit von der Art der Leistung sowie der Lagerung. Dieses (schon Aristoteles bekannte) Wechselverhältnis ist als *Korrelation der Organe* bezeichnet worden.

Verändert sich ein Organ nach Form, Größe oder Leistung, so ruft dies ausgleichende Veränderungen in anderen Organen hervor. Es ist demnach ein Organismus eine *sich selbst regulierende Maschine.* Somit ergibt sich das von Geoffroy-St. Hilaire wenn nicht zuerst erkannte, so doch als solches bezeichnete „principe du balancement des organes".

Bei der Korrelation der Organe kommt ferner das bestimmte Größenverhältnis in Betracht, welches zwischen der Masse des Körpers und seiner *Oberflächenentwicklung,* beziehungsweise jener der Organe besteht. Die proportionale Oberflächenentwicklung ergibt sich zum Teil aus der Beziehung des Organismus zu Licht, Luft, Nahrung; für die Beurteilung dieser Beziehung erscheint als fruchtbarer Gesichtspunkt, daß die Zunahme der Masse im Kubus, die der Oberfläche nur im Quadrat steigt, so daß bei zunehmender Größe der Masse die Oberfläche eine relativ kleinere wird. Die Oberflächenentwicklung geht jedoch zum anderen Teile auch aus rein mechanischen Bedürfnissen, wie bei Vergrößerung einer kontraktilen Fläche u. a. hervor.

Individualität. Tod.

Jeder Organismus hat eine bestimmte, von der Art seiner Organisation und der Lebensweise abhängige Größe, die im allgemeinen mit der Höhe der Organisation zunimmt. Er erscheint auch in gewissem Sinne als unteilbare Einheit, als *Individuum.* Verluste des Körpers werden entweder ersetzt (regeneriert) oder führen zu einer unvollkommenen Leistung oder zum Untergang, dem Tode.

Von diesem Tode aus äußeren Ursachen ist der natürliche, aus inneren Ursachen eintretende Tod der Organismen zu unterscheiden, welcher eine nur begrenzte Lebensdauer verursacht. Wenn bei dem natürlichen Tode die Einwirkung äußerer Ursachen auch nicht ganz in Wegfall kommt, so scheint es doch, als ob zunächst in der Differenzierung und dem mit dieser zusammenhängenden Verluste primärer Qualitäten seitens der Körpersubstanz

(Körperprotoplasmas) sowie ferner in Störungen, die sich in dem Zusammenwirken der Teile eines Organismus ergeben, die Ursachen des natürlichen Todes zu suchen seien.

Protoplasma.

Das Leben knüpft sich an eine allen Organismen eigentümliche Substanz, welche man als lebende Substanz oder *Protoplasma* (auch *Sarkode*) bezeichnet.

Protoplasma ist eine Substanz von zähflüssiger Konsistenz. Aus dieser Konsistenz des Protoplasmas erklärt sich die Plastizität der Formen. Auf seinen Bau untersucht, zeigt dasselbe Strukturen in Form von Fäden und Körnchen. Protoplasma ist nicht ein bestimmter chemischer Körper, sondern wahrscheinlich ein System verschiedener Verbindungen. Ein solches System von Verbindungen wäre im Organismus als kleinste Lebenseinheit anzusehen, zu deren Annahme eine Reihe von Forschern gedrängt wurde (physiologische Einheiten H. Spencers, Pangene von de Vries, Plasome Wiesners, Biophoren Weismanns).

Die wichtigsten Bestandteile des Protoplasmas bilden die Eiweißkörper oder Proteïne, hochzusammengesetzte Verbindungen, welche aus Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff, Stickstoff und Schwefel bestehen und bei der Kompliziertheit des molekularen Baues leicht Veränderungen erfahren. Überdies finden sich in jedem Lebewesen Phosphor, Chlor, Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium und Eisen.

Neben den einfachen Eiweißkörpern sind vor allem Eiweißverbindungen, sogenannte Proteïde, im Organismus von großer Bedeutung. Zu letzteren gehören die phosphorhältigen Nukleïne, die eisenhältigen Haemoglobine. Von Bedeutung im Organismus sind ferner stickstoffreie Verbindungen, so die Kohlehydrate (Stärke, Zucker) und Fette.

Das Protoplasma enthält reichlich Wasser mechanisch gebunden, an dessen Vorhandensein die Stoffumsätze geknüpft sind (corpora non agunt nisi soluta). Der Mangel an genügendem Wassergehalt hemmt die Lebenstätigkeit.

Beispiele bieten gewisse Tiere, wie *Amoeben, Ciliaten, Anguilluliden, Rotatorien, Tardigraden,* die Eier, beziehungsweise Embryonalstadien von *Phyllopoden, Ostracoden, Copepoden,* die Wasserschnecken, Pflanzensamen, welche einem gewissen Grade der Austrocknung widerstehen, deren Lebensäußerungen jedoch so lange stillstehen (Zustand des Scheintodes), als nicht Wiederbefeuchtung die Fortsetzung der normalen Funktionen ermöglicht.

Das Protoplasma ist nicht eine in allen Teilen eines Organismus gleiche Substanz; es ergibt sich vielmehr aus den verschiedenen Leistungen der Organe eines Organismus, daß es viele Protoplasmaarten gibt. Es folgt schon daraus eine große *Variabilität* des Protoplasmas. Desgleichen hat das Protoplasma der verschiedenen Organismen eine „*spezifische Konstitution*“, seine *Arteigenheit.* Auf seiner besonderen Beschaffenheit beruht das „*Elek-*

tionsvermögen" des Protoplasmas, d. i. die Fähigkeit, bestimmte, für seinen Stoffwechsel geeignete Substanzen auszuwählen, andere abzustoßen.

Als physiologische Charaktere des Protoplasmas sind folgende anzuführen: 1. die Assimilation; 2. die Dissimilation; 3. die Kontraktilität; 4. die Irritabilität.

1. Die *Assimilation* ist die Fähigkeit des Protoplasmas, aus fremden Substanzen, welche als Nahrung aufgenommen werden, eigene Körpersubstanz, also neues Protoplasma zu bilden. Bei den Pflanzen sind es anorganische und organische Verbindungen, bei den Tieren die höchstzusammengesetzten organischen Verbindungen, die Eiweißkörper, aus denen neues Protoplasma gebildet wird. Es werden hiebei aus einfacheren chemischen Verbindungen höher zusammengesetzte aufgebaut. Der dabei stattfindende chemische Prozeß ist somit ein synthetischer; bei demselben wird lebendige Kraft in Spannkraft umgewandelt und Wärme gebunden.

Die Zunahme, das *Wachstum* der Organismen ist an die Fähigkeit der Assimilation geknüpft. Mit dieser Fähigkeit hängt auch die Fortpflanzung der Organismen zusammen.

2. Die *Dissimilation* ist jene Lebenserscheinung des Protoplasmas, durch welche zusammengesetzte Verbindungen in einfachere gespalten werden. Der dabei stattfindende chemische Prozeß ist ein analytischer; bei demselben wird Spannkraft in lebendige Kraft umgesetzt und Wärme gebildet.

Die Spaltungen vollziehen sich unter der Einwirkung besonderer vom Protoplasma gelieferter *Fermente* oder *Enzyme.* Die Fermente oder Enzyme sind nicht näher gekannte organische Stoffe, welche Derivate der Eiweißkörper sind, in ihrer Zusammensetzung den Eiweißkörpern sehr nahe stehen und jene Spaltungen bewirken. Es handelt sich in ihnen um spezifische, katalytisch wirksame Stoffe, das heißt solche Stoffe, die ohne selbst am Ende der Reaktion eine Veränderung zu zeigen, Veränderungen in zusammengesetzten Körpern hervorrufen, oder auch sonst verlaufende Reaktionen beschleunigen oder auch verzögern (O s t w a l d). Die Enzyme sind die Werkzeuge des Protoplasmas zur Durchführung der Spaltungen.

Die Spaltungsprozesse sind entweder *einfache,* d. i. solche, bei welchen aus einer Substanz durch einfache Zerlegung neue Produkte entstehen, oder *oxydative,* die sich unter Aufnahme von Sauerstoff vollziehen, oder aber *hydrolytische,* d. h. mit der Aufnahme von Wasser verbunden, so besonders bei der Verdauung.

Die *Verdauung* ist jener Prozeß, bei welchem die in den Darm als Nahrung aufgenommenen hochzusammengesetzten Verbindungen, so die Eiweißkörper, Fette und Kohlehydrate (Stärke) behufs Resorption und Weiterverarbeitung gespalten und gelöst werden. Durch die bei der Verdauung auftretenden hydrolytischen Spaltungsvorgänge werden Eiweißkörper in Albumosen und Peptone umgewandelt, wobei Amidosäuren, speziell Leucin und Tyrosin, sowie Hexonbasen als Spaltungsprodukte erscheinen; die Fette werden in Glyzerin und Fettsäuren gespalten, die Stärke in Dextrin und

Malzzucker, dieser weiter in Traubenzucker umgewandelt. Bei der Verdauung wirksame Enzyme sind das diastatische, als Ptyalin bezeichnete stärkespaltende Ferment des Mundspeichels und des Speichels der Bauchspeicheldrüse (Pankreas), das eiweißspaltende (proteolytische) Pepsin des Magens und Trypsin des Pankreas, die fettspaltende (steatolytische) Lipase oder das Steapsin des Pankreas.

Andere Spaltungsvorgänge, die *oxydativen,* vollziehen sich unter Aufnahme von freiem oder erst aus sauerstoffreichen Verbindungen freigemachtem Sauerstoff und diese bilden die vornehmliche Kraftquelle für die Arbeitsleistung und Wärmebildung des Protoplasmas. Die Aufnahme des für die oxydativen Spaltungen benötigten Sauerstoffes bei letzteren wird als *Atmung* (*innere* Atmung) bezeichnet.

Als Folge der Dissimilation erscheinen im Organismus Endprodukte: Kohlensäure, Wasser sowie stickstoffhaltige Substanzen, welche als sogenannte Harnprodukte (Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, Kreatinin), teilweise erst wieder durch Synthese aus noch einfacheren Spaltungsprodukten gebildet, als unverwertbare und schädliche Substanzen aus dem Körper entfernt werden. Die Ausscheidung der Harnprodukte, wie sie bei den Tieren auftritt, wird als *Exkretion,* die Abgabe der Kohlensäure nach außen sowie die Aufnahme neuen Sauerstoffes von außen als *äußere Atmung* bezeichnet. Bei den Pflanzen werden die stickstoffhaltigen Spaltungsprodukte vollständig zu Eiweißkörpern restituiert.

Es folgt schon aus dem Vorhergehenden, daß die Nahrungsmittel der Organismen nicht bloß dazu dienen, neue Substanz des Körpers zu bilden, sondern daß sie auch zum Betriebe des Organismus bei allen Dissimilationserscheinungen Verwendung finden. Die Kohlehydrate werden zunächst bei der Arbeitsleistung und Wärmebildung verbrannt, die Fette als Respirationsmittel zur Bildung von Wärme verbraucht. Die Eiweißkörper allein dienen zum Aufbau der Eiweißsubstanzen des Protoplasmas, können jedoch auch als Respirations- und Arbeitsmittel herangezogen werden.

Bei reichlicher Aufnahme von Nahrung wird ein Teil im Körper als *Reservestoff* (in Form von Fett oder eines Kohlehydrates, wie Stärke, Glykogen oder eines Eiweißkörpers) deponiert, um bei unzureichender Nahrungszufuhr von außen wieder in den Stoffwechsel hineingerissen und verwertet zu werden, wobei Enzyme gleichwie bei der Darmverdauung wirksam sind, so daß auch von einer *Gewebsverdauung* gesprochen werden kann.

Die Assimilation ist notwendig an die Dissimilation gebunden. Der Aufbau neuer Verbindungen hängt mit dem Abbau anderer innig zusammen. Eine direkte Verwendung der Nahrungsmittel zum Aufbau des Körpers findet nicht statt. Die Nahrungsstoffe müssen, sofern sie nicht schon einfachsten Bausteinen entsprechen, wie z. B. der Traubenzucker, in ihrem spezifischen Aufbau zu einfachen Spaltungsprodukten abgebaut werden, ehe der Organismus aus denselben seine eigene Körpersubstanz aufbauen kann (A b d e r h a l d e n).

Von großem Interesse sind umkehrbare (reversible) Enzymwirkungen oder Synthesen durch Enzyme. Beispielsweise baut sich Glykogen aus Zucker unter Einwirkung des Hefepreßsaftes auf, der das Glykogen spaltet. Butylacetat wird durch die fettspaltende Lipase sowohl gespalten als auch aus den Spaltungsprodukten wieder aufgebaut. Es lassen diese Tatsachen den Schluß zu, daß sich noch manche andere derartige reversible (synthetische) Prozesse im Protoplasma durch Vermittlung von Enzymen vollziehen.

3. Eine weitere Eigentümlichkeit des Protoplasmas ist die Fähigkeit, seine Teilchen zu verschieben, die *Kontraktilität.* Die Bewegungserscheinungen des Protoplasmas sind auf diese Fähigkeit zurückzuführen.

4. Als *Irritabilität* bezeichnet man die Reizbarkeit (Reaktionsfähigkeit) des Protoplasmas gegen äußere oder innere Reize (chemische, mechanische, elektrische, Licht-, Wärmereize), welche auf das Protoplasma einwirken und Veränderungen desselben hervorrufen.

Folge der Irritabilität ist auch die Erscheinung, daß sich ein Organismus bei ungleicher Reizung ganz automatisch der Reizquelle zu- oder von derselben abwendet. Diese Erscheinung wird als Tropismus oder *Taxis* (im ersteren Falle als positive, im letzteren als negative Taxis) bezeichnet. Je nachdem der Reiz ein chemischer, mechanischer, elektrischer, Licht- oder Wärmereiz ist, unterscheidet man eine *Chemotaxis, Thigmotaxis, Galvanotaxis, Phototaxis, Thermotaxis.* Die Taxis ist im Leben der Organismen von großer Bedeutung. Als Folge chemotaktischer Einwirkung erscheint die sich durch die Reizwirkung der Nahrung auslösende Resorption der Nahrung durch die Darmzellen, die Bewegung der Spermatozoen eines Tieres zur Eizelle der gleichen Tierform, hervorgerufen durch von der Eizelle ausgeschiedene Stoffwechselprodukte; aus der Phototaxis versteht sich die Formveränderung vieler Pigmentzellen auf Lichtreiz, ferner die Erscheinung, daß manche festsitzende Tiere, wie *Eudendrium* (ein Hydroidpolyp), mit der Oralseite dem Lichte zugekehrt wachsen, von freibeweglichen Tieren viele Krebslarven und Blattläuse sich dem Lichte zuwenden, wogegen andere (so *Gammarus pulex,* die Larve von *Limulus*) sich von der Lichtquelle fortbewegen, somit negativ phototaktisch sind; Beispiele für Thigmotaxis bieten die Foraminiferen, welche ihre Pseudopodien bei Berührung einer Unterlage reicher ausbreiten; (negative) Thermotaxis zeigen Amoeben, die einer Temperatur von mindestens 35° C ausweichen; als Beispiele von Galvanotaxis diene die Erscheinung, daß Fischlarven unter Einwirkung eines galvanischen Stromes sich mit der Längsachse ihres Körpers in der Stromrichtung, und zwar mit dem Kopfe gegen die Anode, viele Infusorien *(Spirostomum, Paramaecium)* mit dem Vorderende gegen die Kathode einstellen.

Mit dem auf die spezifische Konstitution und die Irritabilität zurückzuführenden Elektionsvermögen des Protoplasmas hängt ein *Unterscheidungsvermögen* desselben zusammen, indem ein Protoplasma auf verschiedene Reize in verschiedener Weise reagiert. So suchen beispielsweise

bestimmte Monaden ganz bestimmte Algen als Nahrung auf, weisen andere dagegen zurück; auch zeigen die Zellen des Darmes die gleiche Fähigkeit einer Auswahl, sie nehmen z. B. Fettröpfchen auf, weisen aber Pigmentkörnchen zurück.

In der Irritabilität und dem Unterscheidungsvermögen des Plasmas ist die Grundlage geistiger (psychischer) Prozesse zu finden.

Fortpflanzung. Kopulation.

Jeder Organismus knüpft erfahrungsgemäß an das Vorhandensein eines vorhergehenden an, stammt von einem Elternorganismus ab. Früher wurde auch eine elternlose Zeugung oder *Urzeugung (Generatio aequivoca* oder *spontanea)* selbst für höhere Organismen angenommen. Nach Aristoteles sollten Würmer, Insekten und Fische spontan aus dem Regenwasser, das auf den Schlamm oder in das Meer fällt, entstehen und allgemein wurde bis auf Redi das Auftreten der Maden an faulendem Fleische als Urzeugung erklärt. Mit dem Fortschritte der Wissenschaft zogen sich jedoch die Grenzen für die Annahme derselben immer enger, so daß sie bald nur noch die Entozoen und Infusionstierchen umfaßten. Doch auch diese Organismen wurden durch weitere Forschung dem Gebiete der Generatio aequivoca entzogen. Bei dem heutigen Stande unserer Erfahrungen ist eine Urzeugung selbst für die einfachsten Organismen, die Bakterien, als gegenwärtig wirksam nicht nachweisbar (Pasteur). Sie erscheint aber als Postulat, um das erste Auftreten der Organismen zu erklären, wenn man nicht den Standpunkt vertritt, das Leben sei ewig wie die Materie.

Die Fortpflanzung hängt mit der Assimilation und dem an diese geknüpften Wachstume zusammen. Das Wachstum jedes Organismus ist ein individuell begrenztes. Der weitere Überschuß an assimilierter Substanz wird abgestoßen und dient zum Aufbau eines neuen Individuums. Man hat von diesem Gesichtspunkte die Fortpflanzung auch als „Wachstum über das individuelle Maß hinaus" (K. E. v. Baer) bezeichnet. Am übersichtlichsten tritt dies bei einem einzelligen Tiere, wie einer *Amoebe*, hervor, welche nach Erlangung einer gewissen Größe in zwei Teile zerfällt, die wieder zur Größe des Elternindividuums heranwachsen. Es leuchtet aber der Zusammenhang der Fortpflanzung mit der Zunahme an assimilierter Substanz so recht ein, wenn die Menge des produzierten Fortpflanzungsmateriales in einzelnen Fällen bei hochentwickelten Organismen in Betracht gezogen wird. Es gibt nach R. Leuckart Hennen, die bei reichlicher Nahrung im Laufe eines Jahres über 200 Eier legen, die somit ihr eigenes Körpergewicht etwa zehnmal in Form von Eisubstanz erzeugen; die Bienenkönigin ist imstande, in den Sommermonaten etwa 100.000 Eier zu legen, während ihrer ganzen Lebenszeit, die sich im günstigsten Falle auf fünf Jahre beläuft, in einer halben Million Eier ihr eigenes Körpergewicht um das 200fache zu reproduzieren.

Mit der Fortpflanzung steht im Zusammenhang ein *Verschmelzungs-* oder *Kopulationsprozeß.* Eine Fortpflanzung, welche mit einem solchen Kopulationsprozeß verbunden ist, wird als *zweigeschlechtliche* oder *digene* (auch schlechtweg als *geschlechtliche*) Fortpflanzung unterschieden, gegenüber der *ungeschlechtlichen* Fortpflanzung (durch Teilung oder Knospung) und der *eingeschlechtlichen* Fortpflanzung oder Parthenogenese (durch unbefruchtete Eier).

Bei den einfachsten (einzelligen) Organismen findet diese Vereinigung zwischen entwickelten Individuen statt und ist als *Kopulation* und *Konjugation* bekannt. Bei den höheren (vielzelligen) Organismen repräsentiert die *Befruchtung,* d. i. die Vereinigung der als Ei- und Samenzelle bekannten Fortpflanzungsprodukte diesen Prozeß. Als physiologisch wichtiger Vorgang erscheint bei dieser Verschmelzung die Vermischung individuell verschiedener Protoplasmen.

Die geschlechtliche Fortpflanzung erweist sich als allgemeines Vorkommnis. Es lehren die Tatsachen, daß die Vermischung *(Kreuzung)* verschiedener Individuen vorteilhaft für die Nachkommenschaft ist und daß dabei ein gewisser Grad von Verschiedenheit die günstigsten Bedingungen bietet. Dagegen wirkt zu nahe Verwandtschaft der Elterntiere (sogenannte *Inzucht)* schädlich.

Indessen kommt auch *Selbstbefruchtung* im Tierreiche bei hermaphroditischen parasitischen Würmern, wie bei *Cestoden, Trematoden* vor, bei einzelligen Tieren (einigen parasitischen *Flagellaten, Amoebozoen* und *Heliozoen*) als sogenannte *Autogamie,* d. h. die Verschmelzung von zwei (zur Kopulation modifizierten) Abkömmlingen *derselben* Mutterzelle.

Tier und Pflanze.

Die Organismen werden als tierische und pflanzliche unterschieden. Als hervorragendster Unterschied zwischen denselben wird das entgegengesetzte Resultat beim Stoffwechsel angesehen.

Was zunächst die Pflanzen betrifft, so dienen denselben als wichtigste Nahrungsmittel Wasser, Kohlensäure, salpetersaure Salze, Ammoniakverbindungen, abgesehen von anderen Nährsalzen, wie schwefel- und phosphorsaure Salze des Kalium, Calcium und Magnesium sowie Eisenoxyd; daneben gelangen aber selbst bei grünen Pflanzen auch organische Verbindungen zur Assimilation. Die Pflanze baut aus diesen einfach zusammengesetzten und zum Teil hochoxydierten Verbindungen hochzusammengesetzte und niedrig oxydierte Verbindungen auf, nämlich Kohlehydrate, Eiweißkörper, Fette, Harze, ätherische Öle. Bei diesem Prozeß wird von der Pflanze Sauerstoff ausgeschieden; es wird bei dieser Synthese lebendige Kraft in Spannkraft umgewandelt und Wärme gebunden. Die hierbei gebundene Wärme ist Sonnenwärme.

Im Gegensatze zu den Pflanzen dienen den Tieren als Nahrung Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fette, somit sehr hoch zusammengesetzte und niedrig oxydierte Verbindungen. Diese Substanzen unterliegen im tierischen Körper einer Spaltung und Oxydation. Als Endprodukte tierischen Stoffwechsels erscheinen einfach zusammengesetzte und zum Teil hochoxydierte Verbindungen, so Wasser, Kohlensäure, ferner Ammoniak und andere stickstoffhältige Substanzen, welche bei ihrer weiteren Zersetzung Ammoniak geben; dabei wird Sauerstoff aufgenommen. Der tierische Lebensprozeß erscheint demnach als analytischer, bei welchem Spannkraft in lebendige Kraft umgewandelt wird. Die lebendige Kraft äußert sich in der Bewegung und in der Bildung von Wärme.

So gerade entgegengesetzt der Lebensprozeß bei Tieren und Pflanzen zu verlaufen scheint, so erweist sich doch bei eingehender Betrachtung, daß beide Organismenreihen in ihren wesentlichen Lebensvorgängen übereinstimmen.

Es ist allerdings eine Eigentümlichkeit der grünen Pflanzen, außer aus organischen Verbindungen auch aus den einfachen anorganischen Verbindungen die hochzusammengesetzten organischen aufzubauen. Diese Eigentümlichkeit ist an das Vorhandensein des den grünen Pflanzen zukommenden Chlorophylls geknüpft und vollzieht sich nur unter der Einwirkung des Sonnenlichtes. Die nichtgrünen Pflanzen bedürfen ausschließlich organischer Verbindungen als Nahrung. Aber auch von grünen Schmarotzerpflanzen und den insektenfressenden Pflanzen *(Nepenthes, Lathraea, Pinguicula, Drosera, Dionaea)* werden selbst die hochzusammengesetzten Eiweißkörper als Nahrungsmittel aufgenommen.

Überall treten jedoch bei den Pflanzen auch Dissimilationsprozesse auf; so bei der Ernährung durch Eiweißkörper und Kohlehydrate, wobei ein dem tierischen Verdauungsprozeß gleichender Vorgang stattfindet (insektenfressende Pflanzen und Schmarotzerpflanzen). Sie fehlen aber niemals und an keinem Orte, selbst nicht bei grünen Pflanzen, auch nicht an den dem Sonnenlichte ausgesetzten Teilen. Als Ausdruck dieser Spaltungsprozesse erscheinen vor allem die Aufnahme von Sauerstoff, d. i. die Atmung der Pflanzen, die der Gewebsverdauung der Tiere zu vergleichende Lösung der durch Assimilation gewonnenen Reservestoffe, die Bewegungserscheinungen des Plasmas und Bildung von Wärme. Auch gewisse im tierischen Körper als Vorstufen des Harnstoffes auftretende Spaltungsprodukte der Eiweißkörper werden in der Pflanze gefunden, wie Leucin, Tyrosin, Asparagin. Dieselben werden jedoch sogleich unter Hinzuziehung eines Kohlehydrates zu einem Eiweißkörper restituiert. Als Exkretion erscheint die Bildung von Ammoniak als Endprodukt des Stoffwechsels bei Pilzen.

Immerhin sehen wir, daß bei den grünen Pflanzen (und dies ist die größte Zahl) im Sonnenlichte die Assimilationsprozesse über die Dissimilationsprozesse überwiegen, so daß im besonnten Lorbeerblatte nach einer Berechnung dreißigmal mehr Kohlehydrate gebildet als zerstört werden.

Was die tierischen Organismen betrifft, so bedürfen dieselben der Eiweißkörper, Fette und Kohlehydrate als Nahrung, doch vermögen dieselben bloß aus Eiweißkörpern die Proteïnsubstanzen ihres Körpers zu bilden, während die Kohlehydrate und Fette bei der Arbeitsleistung und Wärmebildung verbraucht werden. Es finden jedoch auch im tierischen Körper bei der Assimilation synthetische Prozesse statt, weil die aufgenommenen Nahrungsstoffe einem vorhergehenden Abbau unterliegen; doch ist der Weg der Synthese ein viel kürzerer als bei der Assimilation der Pflanzen aus anorganischen und einfachen organischen Verbindungen, da die Nahrungsmittel der Tiere selbst bereits hochzusammengesetzt sind. Infolgedessen findet nur ein geringer Verbrauch von Wärme statt.

Dagegen treten die Dissimilationsprozesse beim Tier stark hervor. Ihre große Verbreitung ergibt sich aus der reichlichen Bewegung, der lebhaften Wärmebildung und der damit verknüpften Atmung, endlich der Verdauung der hochzusammengesetzten Nahrungsstoffe.

Beim tierischen Lebensprozeß werden im Gegensatze zum pflanzlichen die Assimilationserscheinungen durch die Dissimilationsprozesse verdeckt.

Aus dieser Betrachtung ergibt sich, daß der Unterschied im Stoffwechsel bei pflanzlichen und tierischen Organismen bloß ein gradueller ist, was auch mit der wohlbegründeten Ansicht in Übereinstimmung steht, daß Tiere und Pflanzen als zwei Äste aus einer gemeinsamen Wurzel hervorgegangen sind. Tierischer und pflanzlicher Lebensprozeß scheinen nur die beiden einseitig gesteigerten Richtungen eines ursprünglichen in der Mitte stehenden Lebensprozesses zu sein. So geht Nägelis und Bütschlis Ansicht dahin, daß saprophytische ungefärbte Urorganismen an der Wurzel von Tier- und Pflanzenreich standen. Jedenfalls ist es nicht notwendig, für die Urorganismen den Besitz von Chlorophyll anzunehmen (Pfeffer). Darauf weisen die chlorophyllfreien, aber gefärbten Purpurbakterien hin, welche eine sonst an das Vorhandensein von Chlorophyll geknüpfte analoge, wenn auch schwächere Assimilationsfähigkeit unter dem Einflusse der Sonnenstrahlen zeigen, indem sie nicht Kohlensäure, wohl aber organische Substanzen nur unter Einwirkung des Lichtes (überhaupt oder besser) zu assimilieren vermögen (Molisch). Aus dieser Tatsache läßt sich schließen, daß eine schwächer assimilierende Substanz noch Vorläuferin des Chlorophylls gewesen ist.

Chlorophyll ist zwar auch in tierischen Organismen gefunden worden, so bei Infusorien *(Paramaecium, Stentor)*, Süßwasserschwämmen *(Spongilla)*, Polypen *(Hydra)*, Turbellarien *(Dalyellia [Vortex], Convoluta)*. Dasselbe gehört jedoch nicht dem Tierkörper als solchem an, sondern einzelligen Algen *(Zoochlorellen)*, welche in dem Tierkörper leben.[1] Zwischen diesen

---

[1]) G. Entz, Über die Natur der Chlorophyllkörperchen niederer Tiere (Übersetzung einer ungar. Publikation von 1876). Biol. Zentralbl. 1882. K. Brandt, Über die morphol. und physiol. Bedeutung des Chlorophylls. Arch. f. Anat. u. Phys., 1882,

Algen und den Tieren existiert eine *Symbiose,* worunter man ein Zusammenleben verschiedener Organismen zu gegenseitigem Vorteile versteht. (Zum Unterschiede von *Parasitismus,* bei dem der parasitierende Organismus sich von den Säften oder Organen des Wirtstieres oder der Wirtspflanze ernährt, von *Kommensalismus,* der dadurch charakterisiert ist, daß dem Wirte von dem Kommensalen bei der Nahrungsaufnahme ein Teil der Nahrung entzogen wird, und von der *Biocönose,* dem Aufenthalte eines Organismus an oder in einem Wirte ohne Schädigung des letzteren.) Die Algen finden im Tierkörper eine Wohnstätte und assimilieren die Kohlensäure, welche durch den Atmungsprozeß der Tiere entsteht; dem Tiere kommt vor allem der von den Algen ausgeschiedene Sauerstoff zugute. Ebenso sind die sog. gelben Zellen der Radiolarien als symbiotisch in Radiolarien lebende niedere Algen *(Zooxanthellen)* erkannt worden. Ob freilich diese Erklärung für alle Fälle, in denen Chlorophyll in Tieren beobachtet wird, giltig ist, muß vorläufig noch unentschieden bleiben.

In der Verschiedenheit der Ernährung bei Pflanzen und Tieren sind auch die bekannten Unterschiede in der Formerscheinung und im Aufbau zwischen Tier und Pflanze begründet, wie neuerdings O. Hertwig ausgeführt hat. Die Entfaltung der Pflanzenorgane nach außen, jene der Tiere nach innen hängt mit der besonderen Art der Ernährung innig zusammen. Desgleichen ist die differente Ausbildung der als Zellen bekannten Formelemente bei Pflanzen und Tieren aus der gleichen Ursache verständlich. Die Pflanze bedarf bei der Nahrungsaufnahme einer großen Oberfläche, um in möglichst günstige Beziehung zu ihren Nährstoffen und zum Sonnenlichte zu gelangen, wie sich dies in der Entwicklung der Blätter und Wurzeln als äußerer Differenzierungen zeigt. Ihre Formelemente umgeben sich mit festen Hüllen, welche für den Durchtritt der Nahrung, der Gase und Salze, kein Hindernis bilden und zugleich die notwendige Stütze der Zellen in ihrer freien Lage liefern. Der tierische Körper hingegen nimmt hochzusammengesetzte Nahrungsmittel auf. Die Lösung dieser Nahrung erfordert die Oberflächenentwicklung nach innen, die Ausbildung innerer Flächen, von denen die verschiedenen Organbildungen ausgehen; es hängt mit der schwierigen Diffundierbarkeit der kolloidalen Nahrungsmittel zusammen, daß die tierische Zelle membranlos ist.

Man wird demnach das *Tier* zu definieren haben: als Organismus, welcher seine Organe im Inneren des Leibes durch innere Flächenentfaltung entwickelt, organischer Nahrung bedarf, Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure nebst stickstoffhaltigen Endprodukten ausscheidet und im Zusammenhange mit den lebhaften Dissimilations- und Oxydationsprozessen ein intensiveres Bewegungs- und Empfindungsvermögen aufweist.

---

sowie Mitteil. zool. Stat. zu Neapel IV, 1883. G. Haberlandt, Über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von *Convoluta Roscoffensis.* Anhang zu L. v. Graff, Turbellaria Acoela. Leipzig 1891.

Aufgabe der Zoologie.

Die *Zoologie* ist die Wissenschaft von den Tieren, die sie in ihren Form- und Lebenserscheinungen sowie in ihren Beziehungen zu einander und zur Außenwelt zu erforschen sucht.

Die Zoologie bildet einen Zweig eines größeren wissenschaftlichen Gebietes, der *Biologie,* welche alle Lebewesen, somit auch das Pflanzenreich zum Gegenstande der Forschung hat.

Auf dem Gebiete der Zoologie (desgleichen auf dem der Botanik) haben sich mehrere Wissenszweige ausgebildet, so zunächst die *Physiologie* und die *Morphologie.* Die Physiologie hat zum Ziele, die Lebenserscheinungen der Organismen und ihrer Teile zu erforschen und zu erklären. In ihr Gebiet gehört auch die Untersuchung der Formerscheinung, insofern dieselbe in ihrer Beziehung zur Leistung betrachtet wird. Die Morphologie beschäftigt sich mit den Formen der Organismenwelt behufs Erforschung ihrer Verwandtschaft.

Die Morphologie oder *vergleichende Formenlehre* teilt sich wieder in *vergleichende Anatomie* und *vergleichende Entwicklungsgeschichte* oder *Ontogenie.* Die vergleichende Anatomie bringt die baulichen Verhältnisse der ausgebildeten Organismen, die vergleichende Ontogenie jene der Entwicklungszustände mit einander in Beziehung, indem sie das Gleichartige in der Organisation verschiedener Organismen, bezw. ihrer Entwicklungszustände, aufsucht. Die vergleichend-anatomische Betrachtungsweise erstreckt sich auch auf die ausgestorbenen Organismen, deren spezielle Erforschung einen besonderen Wissenszweig, die *Paläontologie* (Paläozoologie, Paläophytologie) bildet.

Als Resultat vergleichend-anatomischer und vergleichend-ontogenetischer Betrachtung ergibt sich die Aufstellung von Reihen in einander übergehender Modifikationen, aus denen sich weiter Entwicklungsvorgänge rekonstruieren lassen.

Bei der vergleichenden Betrachtungsweise ergeben sich auch Beziehungen zwischen den Entwicklungszuständen eines Organismus mit dem fertigen Zustande einfacherer lebender oder ausgestorbener Formen. Beispielsweise wiederholt die Larve des Frosches in Gestalt und Bau den Fischtypus. Diese Beziehungen lassen auf Veränderungen schließen, welche der betreffende Organismus ehedem von einfachen Stufen beginnend bis zu seiner gegenwärtigen Ausbildung durchlaufen hat. Dabei stützt sich diese Schlußfolgerung auf die Tatsache der *Vererbung,* d. i. das Wiedererscheinen der Organisationseigentümlichkeiten eines Organismus in seinen Nachkommen, und zwar nicht bloß beim ausgebildeten Zustande, sondern auch in den einzelnen Entwicklungsstadien, die in bestimmter Zeitfolge auftreten, welche der Stufenfolge von einfacheren zu höheren Formentypen in der Reihe geschlechtreifer Formen entspricht. So gelangt die Forschung nicht bloß zu der Annahme einer verwandtschaftlichen Beziehung der

Formen, sondern auch zur Erkenntnis der Stammesentwicklung oder *Phylogenie* derselben, im weiteren Verfolge zur Erforschung der phylogenetischen Entwicklung der ganzen Organismenwelt.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen kommen in dem *Systeme* zum Ausdruck und der als *Systematik* bezeichnete Wissenszweig beschäftigt sich mit der Zusammenordnung der Organismen nach ihren gemeinsamen und spezifischen Merkmalen; er gründet sich vorwiegend auf Morphologie.

Weitere Wissenszweige der Zoologie (und Botanik) sind gemäß der früheren Definition die *Oekologie* und *geographische Verbreitung*. Erstere betrifft die Lebensverhältnisse der Tiere (bezw. Pflanzen) und die Beziehungen ihrer Organisation zu denselben; letztere ihre Verbreitung auf der Erdkugel und deren Zustandekommen.

Homologie. Analogie.

Die Morphologie hat das Gleichwertige, Homologe, in der Organisation verschiedener Organismen und deren Entwicklungszustände aufzusuchen.

Als *homolog (homophyl)* oder morphologisch gleichwertig bezeichnet man jene Teile verschiedener Organismen, welche auf dieselbe Anlage zurückführbar, somit gleicher Abstammung sind, mögen die Funktion und die Gestaltung der Teile auch differieren (Flügel des Vogels und Vorderfuß des Säugers, Paukenhöhle mit Eustachischer Röhre der höheren Wirbeltiere und Spritzloch der Haie, Lunge der höheren Wirbeltiere und Schwimmblase der Fische).

Gleichwertige (homologe) Organe, welche sich am Körper desselben Tieres in der Längsachse aufeinanderfolgend wiederholen, werden als *homodynam* bezeichnet (Vorder- und Hinterextremität eines Wirbeltieres, die aufeinanderfolgenden Beinpaare eines Gliedertieres).

Als *homotyp* bezeichnet man homologe Teile, die sich als Gegenstücke (Antimeren) zu einander verhalten. So sind die rechte und linke Hand, die in fünffacher Zahl um die Scheibe angeordneten Arme eines Seesternes homotype Teile.

Dem Homologen erscheint das *Analoge* insoferne entgegengesetzt, als für die Analogie die gleiche Funktion, nicht aber die gleichartige Anlage maßgebend ist (Flügel des Schmetterlings — Flügel des Vogels, Insektenfuß — Wirbeltierfuß).

System. Geschichtlicher Überblick.[1]

Die mannigfaltigen Abstufungen, in denen uns die tierische Organisation entgegentritt, weisen auf eine nähere oder entferntere Verwandtschaft

---

[1]) Viktor Carus, Geschichte der Zoologie. München 1872.

der tierischen Lebensformen hin. Diese Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere finden ihren Ausdruck im System, welches auf die verschieden weitgehende bauliche Übereinstimmung der Tiere basiert ist. Während früher das System als bloße Abstraktion des menschlichen Geistes erschien und der Ausdruck Verwandtschaft nur in übertragenem Sinne angewendet wurde, versteht man gegenwärtig unter dieser Bezeichnung die Blutsverwandtschaft im Sinne gemeinsamer Abstammung.

Die verschiedenen Grade der Verwandtschaft werden durch die Stufen *(Kategorien)* des Systems ausgedrückt. Die wichtigsten Kategorien sind: Reich, Stamm (Phylum), Kreis (Kladus), Klasse, Ordnung, Familie, Gattung und Art. Daneben ergibt sich jedoch häufig die Notwendigkeit, Zwischenstufen als Unterreich, Divisio, Subphylum, Unterklasse, Legio, Unterordnung, Sectio, Tribus, Unterfamilie, Untergattung aufzustellen.

Die Art *(Spezies)* ist der engste Formenkreis, in welchem die Übereinstimmung der Individuen die weitestgehende ist. Von diesem Kreise ausgehend bauen sich durch Zusammenfassung die höheren Kategorien des Systems auf.

Bei der großen Zahl tierischer Lebensformen war es im Beginne der wissenschaftlichen Betrachtung zunächst geboten, dieselben voneinander zu unterscheiden und zu benennen. Es lag in der Natur der Sache, daß man zuerst auf die nächsten und am meisten auffälligen Eigenschaften aufmerksam wurde und nach diesen die nähere oder entferntere Beziehung der bekannt gewordenen Tierformen beurteilte. So war frühzeitig das vielen Tieren Gemeinsame in Körperform, Bewegungs- und Lebensweise zu Abstraktionen und Aufstellung allgemeiner Gruppen verwendet und diese hatten schon mit der Entwicklung der Sprache bestimmte Bezeichnungen (Wurm, Fisch, Vogel etc.) erhalten. Innerhalb dieser Begriffe wurden die in immer größerer Zahl bekannt gewordenen Einzelformen wiederum in Gruppen gebracht und auch diese nach bestimmten gemeinsamen Eigenschaften benannt. Von solchen im Leben des Volkes wurzelnden Anfängen entwickelte sich die Wissenschaft unter fortschreitender Zunahme der Erfahrungen zu genauerer Unterscheidung einer immer größeren Zahl von Abstufungen der Ähnlichkeit und Verwandtschaft.

Der Beginn einer selbständigen und wissenschaftlichen Betrachtung reicht weit in das Altertum zurück, doch kann erst Aristoteles (im 4. Jahrhundert v. Chr.), welcher die Erfahrungen seiner Vorgänger mit eigenen ausgedehnten Beobachtungen in philosophischem Geiste wissenschaftlich verarbeitete, als der Begründer der zoologischen Wissenschaft gelten. Die wichtigsten seiner zoologischen Schriften handeln von der *„Zeugung der Tiere“*, von den *„Teilen der Tiere“* und von der *„Geschichte der Tiere“*. Leider ist das letzte wichtige Werk nur unvollständig erhalten. Man darf in Aristoteles nicht etwa einen deskriptiven Zoologen und in seinen Werken ein ausgeführtes Tiersystem suchen wollen. Aristoteles betrachtete das Tier als lebendigen Organismus in allen seinen Be-

ziehungen zur Außenwelt, nach Entwicklung, Bau und Lebenserscheinungen, und schuf eine vergleichende Zoologie, die in mehrfacher Hinsicht als erste Grundlage unserer Wissenschaft dasteht. Es kann nicht als Tadel gelten, daß Aristoteles bei dem unzulänglichen Stande seiner Erfahrungen in vielfache Irrungen verfiel und unrichtige Erklärungsversuche machte; um so bewunderungswürdiger sind mehrere seiner Befunde, welche Jahrhunderte hindurch keine Beachtung fanden und erst in neuerer Zeit zu ihrem Verständnis der Wiederentdeckung bedurften (Dottersackplazenta von Haifischen, Hektokotylusarm der Cephalopoden). Die Unterscheidung in *Bluttiere* (ἔναιμα) und *Blutlose* (ἄναιμα), welche er jedoch nicht als streng systematische Begriffe gebrauchte, beruhte insoferne auf einem Irrtum, als der Besitz einer Blutflüssigkeit fast allen Tieren zukommt und die rote Farbe keineswegs, wie Aristoteles glaubte, als Kriterium des Blutes gelten kann; allein dem Inhalte nach stellte sie die zwei großen Abteilungen der *Wirbeltiere* und *Wirbellosen* gegenüber, wie auch bereits der Besitz einer knöchernen oder grätigen Wirbelsäule als Charakter der Bluttiere hervorgehoben wurde. Die neun Tiergruppen des Aristoteles sind folgende:

Bluttiere.

1. *Lebendig gebärende Vierfüßer* (ζωοτοκοῦντα ἐν αὑτοῖς),
2. *Vögel* (ὄρνιθες),
3. *Eierlegende Vierfüßer* (τετράποδα ἤ ἄποδα ᾠοτοκοῦντα),
4. *Waltiere,*
5. *Fische* (ἰχθύες).

Blutlose.

6. *Weichtiere* (μαλάκια: Cephalopoden),
7. *Weichschaltiere* (μαλακόστρακα: höhere Kruster),
8. *Kerftiere* (ἔντομα: Insekten, Arachniden, Myriapoden, Würmer),
9. *Schaltiere* (ὀστρακοδέρματα: Echinen, Schnecken und Muscheltiere, Ascidien).

Endlich reihte Aristoteles der letzten Gruppe einige eigentümliche Gattungen (die Holothurien, Seesterne, Akalephen und Schwämme) an, über deren Einreihung er sich mit Rücksicht auf die zweifelhafte Stellung dieser Formen zwischen Tieren und Pflanzen nicht aussprach. Es sind die Formen, die später Wotton als *Zoophyta* zusammenfaßte.

Nach Aristoteles hat das Altertum nur einen namhaften zoologischen Schriftsteller in Plinius dem Älteren aufzuweisen, welcher bekanntlich bei dem großen Ausbruch des Vesuv (79) als Flottenkapitän seinen Tod fand. Die Naturgeschichte von Plinius behandelt die gesamte Natur von den Gestirnen an bis zu den Tieren, Pflanzen und Mineralen, ist aber lediglich eine aus vorhandenen Quellen zusammengetragene und keineswegs durchaus zuverlässige Kompilation. Plinius schöpfte aus Aristoteles in reichem Maße, verstand ihn aber oft falsch und

nahm auch hier und da alte, von Aristoteles zurückgewiesene Fabeln als Tatsachen wieder auf. Ohne ein eigenes System aufzustellen, unterschied er die Tiere nach dem Aufenthalte in *Landtiere* (Terrestria), *Wassertiere* (Aquatilia) und *Flugtiere* (Volatilia), eine Einteilung, die bis auf Gesner die herrschende blieb.

Mit dem Verfalle der Wissenschaft geriet auch die Naturgeschichte in Vergessenheit. Der unter dem Banne des Autoritätsglaubens gefesselte menschliche Geist fand im Mittelalter kein Bedürfnis nach selbständiger Naturbetrachtung. Aber in den Mauern christlicher Klöster fanden die Schriften des Aristoteles und Plinius ein Asyl, welches die im Heidentum begründeten Keime der Wissenschaft vor dem Untergange schützte.

Aus der Zeit des Mittelalters ragt der spanische Bischof Isidor von Sevilla (im 7. Jahrhundert) hervor, welcher eine Bearbeitung der Tiergeschichte (nach dem Vorbilde von Plinius) lieferte. Eine für das Mittelalter charakteristische Erscheinung ist der *„Physiologus“*, ein Werk eines unbekannten Verfassers, welches in verschiedenen Sprachen und Umarbeitungen erschien und erst mit dem 14. Jahrhundert verschwindet. In diesem Buche werden Züge aus der Lebensgeschichte einer Anzahl von Tieren gegeben, deren Auswahl der Bibel folgt, und diesen Darstellungen religiös-allegorische Betrachtungen beigesetzt. Im 13. Jahrhundert gelangten durch Vermittlung der Araber wieder die Schriften von Aristoteles in den Vordergrund und unter Benutzung derselben gaben zusammenfassende Darstellungen des gesamten zoologischen Wissens der damaligen Zeit drei Dominikaner, darunter der bedeutendste: Albertus Magnus. Aber erst im 16. Jahrhundert regte sich das Streben nach selbständiger Beobachtung und Forschung. Werke, wie vor allem die „Geschichte der Tiere“ von Konrad Gesner, ferner jene von Wotton, Aldrovandi und Jonstonus zeugten von dem neu erwachenden Leben unserer Wissenschaft. Dann im nachfolgenden Jahrhundert, in welchem Harvey den Kreislauf des Blutes, Kepler den Umlauf der Planeten entdeckte und Newtons Gravitationsgesetz die Physik in eine neue Bahn brachte, durch Vesal auf dem Gebiete der menschlichen Anatomie eine reformatorische Bewegung hervorgerufen wurde, trat auch die Zoologie in eine fruchtbare Epoche ein. M. Aurelio Severino schrieb seine Zootomia democritaea (1645) und gab in derselben von verschiedenen Tieren anatomische Darstellungen, mehr zum Nutzen und zur Förderung der menschlichen Anatomie und der Physiologie. Swammerdam in Leyden zergliederte den Leib der Insekten und Weichtiere und beschrieb die Metamorphose der Frösche. Malpighi in Bologna und Leeuwenhoek in Delft benutzten die Erfindung des Mikroskops zur Untersuchung der Gewebe und der kleinsten Organismen (Infusionstierchen). Letzterer entdeckte die Blutkörperchen und sah zuerst die Querstreifen der Muskulatur. Auch wurden von einem Studenten Hamm die Samenkörperchen

entdeckt und wegen ihrer Bewegung als „Samentierchen“ bezeichnet. Der Italiener Redi bekämpfte die elternlose Entstehung von Tieren aus faulenden Stoffen, wies die Entstehung von Maden aus Fliegeneiern nach und schloß sich dem berühmten Ausspruch Harveys: „Omne vivum ex ovo“ an. Im 18. Jahrhundert lehrten Forscher wie René Réaumur, der bedeutendste Entomologe seiner Zeit, Rösel v. Rosenhof, de Geer, Bonnet, Pallas, J. Chr. Schaeffer, Fabricius, Ledermüller u. a. die Lebensgeschichte der Insekten und einheimischen Wassertiere kennen, während zu derselben Zeit durch Expeditionen in fremde Länder außereuropäische Tierformen in reicher Fülle bekannt wurden. Infolge dieser ausgedehnten Beobachtungen und eines immer mehr wachsenden Eifers, das Merkwürdige aus fremden Weltteilen zu sammeln, war das zoologische Material in so bedeutendem Maße angewachsen, daß bei dem Mangel einer präzisen Unterscheidung, Benennung und Anordnung der Überblick fast unmöglich wurde.

Unter solchen Verhältnissen mußte das Auftreten eines Systematikers wie Karl Linné (1707—1778) für die fernere Entwicklung der Zoologie von großer Bedeutung werden. Zwar hatten schon vorher die systematischen Bestrebungen in Ray, der mit Recht als Vorgänger Linnés an erster Stelle genannt wird, eine gewisse Grundlage, indessen keine durchgreifende methodische Gestaltung gewonnen. John Ray führte zuerst den naturhistorischen Begriff der Art ein und berücksichtigte anatomische Charaktere als Grundlage der Klassifikation. In seiner 1693 erschienenen Schrift: „Synopsis der Säugetiere und Reptilien“ schließt er sich an Aristoteles' Einteilung in Blutführende und Blutlose an. Bezüglich der ersten legte er den Grund zu den Definitionen der vier ersten Linnéschen Klassen, die Blutlosen sonderte er in größere (Cephalopoden, Crustaceen und Testaceen) und in kleinere (Insekten).

Ohne sich weitreichender Forschungen und hervorragender Entdeckungen rühmen zu können, wurde Linné durch die scharfe Sichtung und strenge Gliederung des Vorhandenen, durch die Einführung einer neuen Methode sicherer Unterscheidung, Benennung und Anordnung für die Entwicklung der Wissenschaft von großer Bedeutung. Indem er für die Gruppen verschiedenen Umfanges in den Begriffen der Art, Gattung, Ordnung, Klasse eine Reihe von Kategorien aufstellte, gewann er die Mittel, um ein System von präziser Gliederung zu schaffen. Anderseits führte er eine wissenschaftliche binäre Nomenklatur ein; jedes Tier erhielt zwei aus der lateinischen Sprache entlehnte Namen, den voranzustellenden Gattungsnamen und den Speziesnamen, welche die Zugehörigkeit der fraglichen Form zu den zwei untersten Kategorien des Systems (Gattung und Art) bezeichnen. In dieser Weise ordnete Linné nicht nur das Bekannte, sondern schuf zur übersichtlichen Orientierung ein systematisches Fachwerk, in welchem sich spätere Entdeckungen leicht an sicherem Orte eintragen ließen.

Das Hauptwerk Linnés: „*Systema naturae*“, welches in dreizehn Auflagen mannigfache Veränderungen erfuhr, umfaßt das Mineral-, Pflanzen- und Tierreich[1]) und ist seiner Behandlung nach am besten einem ausführlichen Kataloge zu vergleichen, in welchem der Inhalt der Natur unter Angabe der bemerkenswertesten Kennzeichen in bestimmter Ordnung einregistriert wurde. Jede Tier- und Pflanzenart erhielt nach ihren Eigenschaften einen bestimmten Platz und wurde in dem Fache der Gattung mit dem Speziesnamen eingetragen. Auf den Namen folgte die in kurzer lateinischer Diagnose ausgedrückte Legitimation, dieser schlossen sich die Synonyma der Autoren und Angaben über Lebensweise, Aufenthaltsort, Vaterland und besondere Kennzeichen an.

Wie Linné auf dem Gebiete der Botanik das künstliche, auf die Merkmale der Blüten begründete Pflanzensystem schuf, so war auch seine Klassifikation der Tiere eine künstliche, weil sie vereinzelte Merkmale des inneren und äußeren Baues als Charaktere verwertete. Linné brachte die bereits von Ray begründeten Verbesserungen der Aristotelischen Einteilung zur Durchführung, indem er nach der Bildung des Herzens, der Beschaffenheit des Blutes, nach der Art der Fortpflanzung und Respiration folgende sechs Tierklassen aufstellte:

1. *Säugetiere, Mammalia.* Mit rotem warmen Blute, mit einem aus zwei Vorkammern und zwei Herzkammern zusammengesetzten Herzen, lebendig gebärend. Als Ordnungen wurden unterschieden: *Primates, Bruta, Ferae, Glires, Pecora, Belluae, Cete.*

2. *Vögel, Aves.* Mit rotem warmen Blute, mit einem aus zwei Vorkammern und zwei Herzkammern zusammengesetzten Herzen, eierlegend. *Accipitres, Picae, Anseres, Grallae, Gallinae, Passeres.*

3. *Amphibien, Amphibia.* Mit rotem kalten Blute, mit einem aus einfacher Vor- und Herzkammer gebildeten Herzen, durch Lungen atmend. *Reptilia, Serpentes.*

4. *Fische, Pisces.* Mit rotem kalten Blute, mit einem aus einfacher Vor- und Herzkammer gebildeten Herzen, durch Kiemen atmend. *Apodes, Jugulares, Thoracici, Abdominales, Branchiostegi, Chondropterygii.*

5. *Insekten, Insecta.* Mit weißem Blute und einfachem Herzen, mit gegliederten Fühlern. *Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Diptera, Aptera.*

6. *Würmer, Vermes.* Mit weißem Blute und einfachem Herzen, mit ungegliederten Fühlfäden. *Mollusca, Intestina, Testacea, Lithophyta, Zoophyta* (später von Gmelin noch eine Ordnung *Infusoria* in der von ihm bearbeiteten 13. Auflage des Systema naturae unterschieden).

---

[1]) C. von Linné, Systema naturae. Regnum animale. Editio decima 1758. Neu herausgegeben Leipzig 1894.

Während die Nachfolger Linnés die trockene und einseitig zoographische Behandlung weiter ausbildeten und das gegliederte Fachwerk des Systems irrtümlich als das „Naturgebäude" ansahen, erkannten einzelne hervorragende Forscher die Mängel des Linnéschen Systems und suchten dasselbe zu verbessern und umzugestalten. Buffon, ein Feind der Klassifikationen, glaubte in dem Systeme überhaupt einen dem Geiste auferlegten Zwang zu erkennen, und deutete bereits auf einen einheitlichen, stufenweise abändernden Plan im Tierreich hin mit den Worten: „Es gibt eine ursprüngliche und allgemeine Vorzeichnung, die man weit verfolgen kann." Von großer Bedeutung waren aber in erster Linie die von Lamarck vorgeschlagenen, der „natürlichen Stufenordnung" entsprechenden Änderungen des Systems, indem dieselben die Linnésche Klasse der Würmer in eine Reihe von Klassen auflösten und diese nebst der Klasse der Insekten als *Wirbellose* den vier ersten Klassen oder *Wirbeltieren* gegenüberstellten. Schon im Jahre 1794 unterschied Lamarck neben den *Wirbeltier*klassen die fünf Klassen der *Mollusken, Insekten, Würmer, Echinodermen* und *Polypen,* die er jedoch später vermehrte, bis er schließlich dem Inhalt der *Wirbellosen,* vom Verwickelten zum Einfachen absteigend, in den zehn Klassen der *Mollusken, Cirripedien, Anneliden, Crustaceen, Arachniden, Insekten, Würmer, Radiaten* (an Stelle der Echinodermen mit Einschluß der Weichstrahltiere oder Akalephen), *Polypen* und *Infusorien* seine Anordnung gab. Somit war in bedeutungsvoller Weise dem Systeme vorgearbeitet, mit welchem Cuvier hervortrat, einem Systeme, welches durch Verschmelzung der zoologischen und anatomischen Charaktere den Anforderungen eines natürlichen Systems näher kam.

Georg Cuvier, geboren zu Mömpelgard 1769 und erzogen auf der Karls-Akademie zu Stuttgart, später Professor der vergleichenden Anatomie am Pflanzengarten zu Paris (gest. 1832), veröffentlichte seine umfassenden Forschungen in zahlreichen Werken, insbesondere in den *„Leçons d'anatomie comparée"* (1805).

Erst 1812 stellte er in seiner berühmt gewordenen Abhandlung[1]) über die Einteilung der Tiere nach ihrer Organisation eine neue, wesentlich veränderte Klassifikation auf. Cuvier betrachtete nicht, wie dies bisher von den meisten Zootomen geschehen war, die anatomischen Funde und Tatsachen an sich als Endzweck der Untersuchungen, sondern stellte vergleichende Betrachtungen an, die ihn zur Aufstellung allgemeiner Sätze führten. Indem er die Eigentümlichkeiten in den Einrichtungen der Organe auf das Leben und die Einheit des Organismus bezog, erkannte er die gegenseitige Abhängigkeit der einzelnen Organe und ihrer Besonderheiten und entwickelte in richtiger Würdigung der schon von Aristoteles erörterten „Korrelation" der Teile sein Prinzip der notwendigen Existenz-

[1]) G. Cuvier, Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal. Ann. du Musée d'hist. nat. XIX, 1812.

bedingungen, ohne welche das Tier nicht leben kann *(principe de conditions d'existence ou causes finales).* „Der Organismus bildet ein einiges und geschlossenes Ganze, in welchem einzelne Teile nicht abändern können, ohne an allen übrigen Teilen Änderungen erscheinen zu lassen.“ Indem er aber die Organisation der zahlreichen verschiedenen Tiere verglich, fand er, daß die bedeutungsvollen Organe die konstanteren sind, die weniger wichtigen in ihrer Form und Ausbildung am meisten abändern, auch nicht überall auftreten. So wurde er zu dem für die Systematik verwerteten Satze von der Unterordnung der Merkmale *(principe de la subordination des caractères)* geleitet. Ohne von der vorgefaßten Idee der Einheit aller tierischen Organisation beherrscht zu sein, gelangte er vornehmlich unter Berücksichtigung der Verschiedenheiten des Nervensystems und der nicht überall übereinstimmenden gegenseitigen Lagerung der wichtigeren Organsysteme zu der Überzeugung, daß es im Tierreich vier Hauptzweige *(Embranchements)* gebe, gewissermaßen „allgemeine Baupläne, nach denen die zugehörigen Tiere modelliert zu sein scheinen und deren einzelne Unterabteilungen, wie sie auch bezeichnet werden mögen, nur leichte, auf die Entwicklung oder das Hinzutreten einiger Teile gegründete Modifikationen sind, in denen aber an der Wesenheit des Planes nichts geändert ist“.

Indessen schon Lamarck hatte erkannt und ausgesprochen, daß seine zehn Klassen der Wirbellosen nach Charakteren der Organisation und Lagenbeziehung der Organe in mehrere den Vertebraten gleichwertige Reihen zu ordnen seien, so daß es im Grunde nur einer entsprechenden Gruppierung, Namenveränderung und Umordnung jener Klassen bedurfte, um diese allgemeineren Abteilungen zu finden und Cuviers vier Kreise *(Embranchements* Cuvier, *Typen* Blainville) der *Vertebrata* oder Wirbeltiere, *Mollusca* oder Weichtiere, *Articulata* oder Gliedertiere und *Radiata* oder Strahltiere zu erhalten. Man ersieht diese Beziehung aus nachfolgender Zusammenstellung:

I. Vertebraten.	*II. Artikulaten.*	*III. Mollusken.*	*IV. Radiaten.*
1. Säugetiere,	5. Insekten,	9. Cirripedien,	11. Akalephen, Echinodermen,
2. Vögel,	6. Arachnoideen,	10. die Mollusken-Ordnungen Lamarcks als Klassen	12. Vermes (intestinales),
3. Reptilien,	7. Crustaceen,		13. Polypen,
4. Fische..	8. Anneliden.		14. Infusorien.

Den Anschauungen Cuviers, der wie keiner seiner Zeitgenossen insbesondere das anatomische Detail beherrschte, standen jedoch die Lehren bedeutender Männer (der sog. naturphilosophischen Schule) gegenüber. In Frankreich vor allem vertrat Etienne Geoffroy St. Hilaire[1]) die

[1]) Etienne Geoffroy St. Hilaire, Sur le principe de l'unité de composition organique. Paris 1828.

bereits von Buffon ausgesprochene Idee vom Urplane des tierischen Baues, nach welcher eine ununterbrochene, durch kontinuierliche Übergänge vermittelte Stufenfolge der Tiere existieren sollte. Überzeugt, daß die Natur stets mit denselben Materialien arbeite, stellte er die Theorie der Analogien *(théorie des analogues)* auf, nach welcher dieselben Teile, wenn auch nach Form und nach dem Grade ihrer Ausbildung verschieden, bei allen Tieren vorhanden seien, und glaubte weiter in seiner Theorie der Verbindungen *(principe des connexions)* ausführen zu können, daß die gleichen Teile auch überall in gleicher gegenseitiger Lage auftreten. Als dritten Hauptsatz verwertete er das Prinzip vom Gleichgewichte der Organe *(principe du balancement des organes)*, indem jede Vergrößerung des einen Organs mit einer Verminderung eines anderen verbunden sein sollte. Dieser Grundsatz führte in der Tat zu einer fruchtbaren Betrachtungsweise und zur wissenschaftlichen Begründung der Teratologie. Die Verallgemeinerungen waren jedoch übereilt, indem sie über die Wirbeltiere hinaus nicht mit den Tatsachen stimmten und beispielsweise zu der Ansicht, die Insekten seien auf den Rücken gekehrte Wirbeltiere, und zu anderen gewagten Auffassungen führen mußten. In Deutschland sprachen sich Goethe und die Naturphilosophen Oken und Schelling für die Einheit der tierischen Organisation aus, ohne freilich den tatsächlichen Verhältnissen in umfassender Weise Rechnung zu tragen.

Schließlich ging aus diesem Kampfe, der in Frankreich mit Heftigkeit geführt worden war, die Auffassung Cuviers siegreich hervor und die Prinzipien seines Systems fanden um so ungeteilteren Beifall, als denselben die von C. E. v. Baer unterschiedenen Organisationstypen und Hauptformen der Entwicklung entsprachen. Indessen wurden durch die späteren Forschungen mancherlei Mängel und Irrtümer in Cuviers Einteilung aufgedeckt und im einzelnen vieles verändert, allein die Aufstellung von Tierkreisen als höchsten Gruppen des Systems erwies sich durch die Resultate der sich weiter ausbildenden Wissenschaft als richtig.

Zunächst waren es in der folgenden Zeit die großen Fortschritte der vergleichenden Anatomie durch Forscher wie J. F. Meckel, R. Owen, Johannes Müller, Rathke, Huxley, Gegenbaur und der zu einer umfassenden Wissenschaft sich entwickelnden Histologie (Max Schultze, Kölliker), welche die Verbesserung und Umgestaltung der Cuvierschen Klassifikation zur Folge hatten.

Die wesentlichsten Veränderungen des Cuvierschen Systems beziehen sich auf die Vermehrung der Typenzahl. C. Th. v. Siebold war es, welcher den Tierkreis der *Radiaten* in drei Kreise *Protozoa, Zoophyta* und *Vermes* schied und mit letzterem die Anneliden vereinigte, während er an Stelle der Articulata Cuviers mit den in diesem Kreise verbleibenden Klassen der Crustaceen, Spinnen und Insekten (nebst Myriapoden) den Namen *Arthropoda* einführte. Bald darauf trennte R. Leuckart die *Zoophyta* Siebolds in die zwei Kreise der *Echinodermata* und *Coelen-*

terata und stellte die *Protozoa* in schärferem Gegensatze den übrigen Kreisen gegenüber.

Weiter hat es sich in späterer Zeit ergeben, daß eine Anzahl von Tiergruppen, die bisher dem Molluskenkreise eingeordnet waren, in diesem keine naturgemäße Stellung besitzen. Es sind das die zweischaligen *Brachiopoden,* die *Bryozoen* und die *Tunicaten,* von denen die beiden ersten zu dem Kreise der *Molluscoidea* (Milne Edwards) vereinigt, die *Tunicata* aber als selbständiger Kreis den Vertebraten angeschlossen wurden.

Dadurch ist die Zahl der Tierkreise auf neun gestiegen, wie sie auch von C. Claus unterschieden wurden, und zwar:

1. *Protozoa.*
2. *Coelenterata* (Unterkreise: *Spongiaria, Cnidaria, Ctenophorae*).
3. *Echinodermata.*
4. *Vermes.*
5. *Arthropoda.*
6. *Mollusca.*
7. *Molluscoidea (Bryozoa, Brachiopoda).*
8. *Tunicata.*
9. *Vertebrata.*

Die Cuviersche Auffassung hat jedoch seither darin eine wesentliche Modifikation erfahren, daß die Vorstellung von der absoluten Selbständigkeit eines jeden Tierkreises aufgegeben wurde. Es übte die durch Darwin (1859) neu gestützte Deszendenztheorie einen tiefgreifenden Einfluß auf die Systematik insofern aus, als die Typen nunmehr gleich den übrigen Stufen des Systems nur als die höchsten Kategorien betrachtet wurden, welche die weitesten Verwandtschaftsgrade der Tiere zum Ausdruck bringen und untereinander in Beziehung stehen (Gegenbaur). Wesentlich gefördert wurde diese Auffassung durch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, unter denen jene Alex. Kowalevskis sowie die theoretischen Erörterungen von Ernst Haeckel von hervorragender Bedeutung erscheinen.

In Beziehung auf die Einteilung des Tierreiches hat zuerst Haeckel die Einzelligen *(Protozoa)* allen Vielzelligen, welche er als *Metazoa* bezeichnete, gegenübergestellt. Durch Ray Lankester wurde die Unterteilung der Metazoa in *Coelenterata* und *Coelomata* vorgenommen. Später wurden von Haeckel die Tunicata und Vertebrata als *Chordonia,* von Metschnikoff Echinoderma und Enteropneusta als *Ambulacraria* vereinigt, eine Bezeichnung, die in Hinblick auf neuere Auffassungen aufzulassen sein wird; die Gruppe soll *Coelomopora*[1]) benannt werden. Sodann wurde von Hatschek durch die Zusammenfassung der ungegliederten Würmer *(Scolecides),* der wiederhergestellten Articulata Cuviers, ferner der Mollusca und Tentaculata (Molluscoidea) in einem großen Typus der

[1]) Dieser Name wurde von K. Heider gebildet.

Zygoneura den näheren verwandtschaftlichen Beziehungen der in dieser Gruppe vereinigten Formen Ausdruck gegeben. Innerhalb der Protozoa sind mit Hatschek die Ciliata als *Cytoidea* von allen übrigen Einzelligen, die als *Cytomorpha* vereinigt werden, schärfer zu sondern.

Es wird jedoch für die Chaetognatha mit Rücksicht auf ihre zahlreichen Eigentümlichkeiten ein besonderes Subphylum zu bilden sein, das als *Homalopterygia* (Grobben) bezeichnet werden soll.

Coelomopora, Homalopterygia und Chordonia zeigen einige gemeinsame Charaktere (Zurückführung des Afters auf den Gastrulamund, sekundäre Mundöffnung), die sie von den Zygoneura unterscheiden. Um diesen großen Gegensatz im System zum Ausdruck zu bringen, werden die genannten drei Gruppen als *Deuterostomia* (Grobben) zusammengefaßt, denen die Zygoneura als *Protostomia* (Grobben) (Mund auf den Gastrulamund zurückführbar) gegenüberstehen.

Die Unterscheidung von zwei Stämmen innerhalb der Coelomata oder Bilateria wird von einer Anzahl von Forschern vertreten; so von Goette, dessen beide Gruppen *Bilateralia-hypogastrica* und *Bilateralia pleurogastrica* den Protostomia und Deuterostomia entsprechen, ferner von Hatschek, der die Coelomata in zwei Hauptstämme *Ecterocoelia* und *Enterocoelia* auflöste, endlich von K. C. Schneider, welcher innerhalb aller Metazoen zwei Stämme *(Pleromata* und *Coelenteria)* unterschied, in denen die Coelomata als *Plerocoelia* und *Enterocoelia* aufgeteilt erscheinen.

Das System des *Tierreiches* gestaltet sich sonach folgendermaßen:

Unterreich (Subregnum)	Divisio	Stamm (Phylum)	Subphylum	Kreis (Kladus)	Klasse
Protozoa	a) Cytomorpha				Flagellata Rhizopoda Sporozoa
	b) Cytoidea				Ciliata
Metazoa	a) Coelenterata	I. Planuloidea			Planuladae
		II. Spongiaria (Schwammtiere)			Spongiae
		III. Cnidaria (Nesseltiere)			Hydrozoa Scyphozoa Anthozoa
		IV. Ctenophora (Rippenquallen)			Ctenophorae
	b) Coelomata (Bilateria)	V. Protostomia (Zygoneura)		1. Scolecida (nied. Würmer)	Platyhelminthes Aschelminthes Entoprocta Nemertini
				2. Annelida (Gliederwürmer)	Archiannelida Chaetopoda Echiuroidea Hirudinea Sipunculoidea

Unterreich Subregnum	Divisio	Stamm (Phylum)	Subphylum	Kreis (Kladus)	Klasse
				3. Arthropoda (Gliederfüsser)	Branchiata Arachnoidea Pantopoda Protracheata Tardigrada Eutracheata
				4. Mollusca (Weichtiere)	Amphineura Conchifera
				5. Tentaculata (Molluscoidea) (Kranzfühler)	Phoronidea Bryozoa (Ectoprocta) Brachiopoda
		VI. Deuterostomia	I. Coelomopora	6. Enteropneusta (Schlundatmer)	Helminthomorpha Pterobranchia
				7. Echinoderma (Stachelhäuter)	Pelmatozoa Echinozoa (Eleutherozoa)
			II. Homalopterygia	8. Chaethognatha (Borstenkiefer)	Sagittoidea
			III. Chordonia	9. Tunicata (Manteltiere)	Copelata Tethyodea Thaliacea
				10. Acrania (Schädellose)	Leptocardia
				11. Vertebrata (Wirbeltiere)	Cyclostomata Pisces Amphibia Reptilia Aves Mammalia

---

Bedeutung des Systems.

Über den Wert des Systems ist man verschiedener Ansicht gewesen. Während im 18. Jahrhundert der französische Zoolog Buffon das System für eine Erfindung des menschlichen Geistes ausgab, glaubte in neuerer Zeit L. Agassiz allen Abteilungen des Systems eine reale Bedeutung beilegen zu können. Indessen können wir eine Anordnung, welche aus den in der Natur begründeten Beziehungen der Organisation abgeleitet ist, nicht eine menschliche Erfindung nennen und ebensowenig den subjektiven Anteil unserer Geistestätigkeit hinwegleugnen, da sich in jedem System ein Verhältnis von Tatsachen des Naturlebens zu unserer Auffassung und zum Stande der wissenschaftlichen Erkenntnis ausspricht. In diesem Sinne nennt Goethe treffend natürliches System *einen widersprechenden Ausdruck.*

Artbegriff. Die große Mehrzahl der Forscher stimmte bis zu Anfang des 19. Jahrhunderts darin überein, die Art oder *Spezies* als selbständig ins Le-

ben getretene Einheit mit gleichen, in der Fortpflanzung sich erhaltenden Eigenschaften anzusehen. Man war von dem Grundgedanken der Linnéschen Speziesdefinition: „Species tot numeramus quot diversae formae in principio sunt creatae“ im wesentlichen befriedigt. Auch stand diese Anschauung mit einem auf dem Gebiete der Geologie herrschenden Dogma im Einklang, nach welchem die aufeinanderfolgenden Perioden der Erdbildung abgeschlossene Faunen und Floren bergen und durch gewaltige, die gesamte organische Schöpfung vernichtende Katastrophen begrenzt sein sollten. Insbesondere war es Cuvier, welcher diese Lehre vertrat. Gestützt auf umfassende Untersuchungen über die Knochenreste aus den tertiären Gipslagern der Pariser Umgebung, glaubte Cuvier aus dem Mangel jeglicher Zwischenformen von fossilen und rezenten Arten die Selbständigkeit der letzteren folgern zu können. Zwar gestand er zu, daß sich aus den großen Umwälzungen und Katastrophen einzelne wenige Lebensformen gerettet und in die neue Periode lebend erhalten hätten; was die Herkunft der zahllosen neuen Lebensformen betrifft, behauptete Cuvier keineswegs, daß es zu ihrer Hervorbringung einer neuen Schöpfung bedürfe, sondern nur, daß jene anderswoher als aus den Lebewesen der untergegangenen Fauna entsprungen sein, also aus anderen Gegenden eingewandert sein mußten.

John Ray und Linné gründeten die Spezies auf die weitestgehende Übereinstimmung der Individuen, jedoch mit Rücksicht auf die verschiedene Erscheinungsform der beiden Geschlechter einer Spezies auch auf den Ursprung aus demselben Samen. Erst Cuvier fügte als weiteres wichtiges Kennzeichen die vollkommen fruchtbare Kreuzung der Individuen innerhalb der Spezies hinzu.

Ein genaueres Eingehen zeigt, daß alle diese als Kriterien der Spezies aufgestellten Merkmale nicht absolute sind.

Die zu einer Art gehörigen Individuen sind schon in ihrer Erscheinung oft auffällig verschieden, wie die beiderlei Geschlechter, Männchen und Weibchen, überdies bei den in Staaten lebenden Insekten die sog. Arbeiter, bei vorhandenem Generationswechsel die als Ammen bekannten Generationen, endlich verschieden gestaltete Individuen, welche bei in Stöcken lebenden Tierformen auftreten. Auch die Jugendzustände differieren oft auffällig von der ausgebildeten Form. Es ergibt sich daraus, daß die Spezies durch eine ganze Summe von Formzuständen repräsentiert wird, für deren Zusammengehörigkeit in der Tat der Ursprung aus demselben Samen den sichersten Beweis liefert

Aber auch die gleichwertigen Individuen einer Art können infolge der Einwirkung verschiedener Lebensverhältnisse Verschiedenheiten aufweisen und diese werden, sofern sie nicht erblich sind, als *Variationen* bezeichnet. Es treten jedoch im Kreise derselben Art auch Abänderungen auf, welche sich auf die Nachkommen vererben. Man nennt solche mit der Fortpflanzung sich erhaltende Variationen *Varietäten* oder *Abarten, Rassen,*

und unterscheidet *natürliche Rassen* und *Kulturrassen.* Die ersteren finden sich im freien Naturleben, meist auf bestimmte Lokalitäten beschränkt, sie sind, wie man annimmt, infolge klimatischer Bedingungen unter dem Einflusse abweichender Lebensweise und Ernährung im Laufe der Zeit entstanden. Die Kulturrassen verdanken dagegen ihren Ursprung der Zucht und Kultur des Menschen und betreffen ausschließlich die Haustiere, deren Ursprung größtenteils noch in Dunkel gehüllt ist.

Nun können aber Varietäten, welche von einer Art abstammen, untereinander sehr auffallend verschieden sein und sogar in wichtigeren Merkmalen abweichen als verschiedene Arten im freien Naturleben. Beispielsweise erscheinen die Kulturrassen der Taube, deren gemeinsame Abstammung von der Felstaube *(Columba livia)* von Darwin sehr wahrscheinlich gemacht wurde, einer so bedeutenden Abänderung fähig, daß ihre als Kröpfer, Pfauentauben, Botentauben, Mövchen, Purzler, Barbtauben etc. bekannten Varietäten ohne Kenntnis ihres Ursprungs für echte Arten gehalten und sogar unter verschiedene Gattungen verteilt werden müßten.

Desgleichen sind im freien Naturleben sehr häufig Varietäten der Qualität ihrer Merkmale nach von Arten nicht zu unterscheiden. Das *Wesentliche* der Charaktere pflegt man in der Konstanz ihres Vorkommens zu finden und die Varietät daran zu erkennen, daß die sie auszeichnenden Merkmale variabler sind als bei der Spezies. Gelingt es, weit auseinanderstehende Formen durch eine Reihe kontinuierlich sich abstufender Zwischenformen zu verbinden, so hält man sie für extreme Varietäten derselben Art, während dieselben bei mangelnden Zwischengliedern, auch wenn die sie trennenden Unterschiede geringer, nur gehörig konstant sind, als Arten gelten. Man begreift unter solchen Umständen, wie anstatt eines objektiven Kriteriums der augenblickliche Stand der Erfahrung, das subjektive Ermessen und der natürliche Takt des Beobachters über Art und Varietät entscheiden und daß die Meinungen der verschiedenen Forscher in der Praxis weit auseinandergehen. Dieses Verhältnis haben Darwin und Hooker in eingehender Weise erörtert.

Wir werden daher zur Bestimmung des Wesentlichen an den Eigenschaften, wenn es gilt, *Arten* von *Varietäten* zu sondern, auf den wichtigsten Charakter des Artbegriffes zurückgewiesen, dessen Feststellung in der Praxis meist nicht möglich ist: auf die *gemeinsame Abstammung* und *die Fähigkeit der fruchtbaren Kreuzung.* Doch stellen sich auch von dieser Seite der Begrenzung des Artbegriffes Schwierigkeiten entgegen.

Bastarde (Hybride). Die Individuen derselben Art sind untereinander vollkommen fruchtbar, d. h. erzeugen fortgesetzt wieder fruchtbare Generationen, wofern nicht zu nahe Verwandtschaft der Individuen (Inzucht) schädigend einwirkt. Es ist jedoch eine allgemein bekannte Tatsache, daß auch Tierformen, welche zu verschiedenen Arten gehören, sich miteinander paaren und Nachkommen, sog. *Bastarde* oder *Hybride* erzeugen, z. B. Pferd und Esel (Maultier [Eselhengst und Pferdestute], Maulesel

[Pferdehengst und Eselstute], Wolf und Hund, Löwe und Tiger, Karpfen und Karausche, *Helix hortensis* und *H. nemoralis.* Selbst entfernter stehende Arten, welche man zu verschiedenen Gattungen stellt, vermischen sich gelegentlich zur Erzeugung einer Nachkommenschaft, wie solche Fälle von Ziegenbock und Schaf, Fuchs und Hund, Haushuhn und Edelfasan zur Beobachtung gekommen sind. Allein die Bastarde erweisen sich in der Regel als unfruchtbar, sie bilden Zwischenstufen mit gestörtem Generationssystem und auch im Falle der Zeugungsfähigkeit, die man häufiger an weiblichen Bastarden beobachtet hat, schlagen sie in die väterliche oder mütterliche Art zurück. Nun gibt es freilich für die Sterilität der Bastarde Ausnahmsfälle, welche als wichtige Beweise gegen die Abgeschlossenheit der Art sprechen. Nach den in Frankreich in großem Maßstabe angestellten Züchtungsversuchen zwischen Hasen und Kaninchen scheint es, als wenn die zuerst von Roux in Angoulême für den Handel gezüchteten Hasenkaninchen (Lièvrelapins) vollständig fruchtbar wären. Ebenso haben sorgfältige Untersuchungen über Bastardierung von Pflanzen zu dem Ergebnis geführt, daß manche Bastarde unter sich so vollkommen fruchtbar wie die reinen Stammarten sind.

Auch im freien Naturleben beobachtet man Mischformen verschiedener Arten, die nicht selten für selbständige Arten gehalten und als solche beschrieben wurden (so das Rakelhuhn, *Tetrao medius,* als Bastard vom Auerhuhn und Birkhuhn, *Molge blasii,* Bastard von *M. cristata* und *M. marmorata;* ferner sind *Abramidopsis leuckarti, Bliccopsis abramorutilus* u. a. nach v. Siebold Bastarde). Von diesen pflanzt sich *Molge blasii* unbeschränkt fort, auch das Rakelhuhn scheint in der Regel fruchtbar zu sein. Daher vermag die Sterilität der Bastarde nicht als Gesetz zu gelten, zumal auch zahlreiche Arten wild lebender Pflanzen als Bastardarten erkannt worden sind.

Um so weniger erscheint es für die der menschlichen Kultur unterworfenen Tiere zweifelhaft, daß nach allmählicher Gewöhnung und Umänderung aus ursprünglich verschiedenen Arten persistente Mischformen durch Kreuzung erzielt werden können. Schon Pallas sprach in diesem Sinne die Ansicht aus, daß nahe verwandte Arten, welche sich anfangs nicht miteinander paaren oder nur unfruchtbare Bastarde liefern, nach lange fortgesetzter Domestizierung fruchtbare Nachkommen zeugen. Und in der Tat ist es bereits für einige unserer Haustiere wahrscheinlich gemacht, daß sie in vorhistorischer Zeit auf dem Wege unbewußter Züchtung als die Abkömmlinge verschiedener Arten ihren Ursprung genommen haben. So erweist sich das Hausrind *(Bos taurus)* als neuer Stamm von mindestens zwei Stammformen *(Bos primigenius, europaeus brachyceros)* ableitbar. Auch für das Hausschwein, die zahlreichen Hunderassen kann die Abstammung von mehreren wild lebenden Stammarten als gesichert gelten.

Blendlinge (Rassenbastarde). Den erörterten Ausnahmsfällen gegenüber wird man auf die stets vollkommene Fruchtbarkeit der durch Kreuzung verschiedener Rassen innerhalb derselben Spezies erzeugten Nachkommen,

der sogenannten *Blendlinge,* ein großes Gewicht legen; doch gibt es auch hievon einige Ausnahmen. Abgesehen von den Fällen, in welchen die Begattung verschiedener Rassen schon aus mechanischen Gründen unmöglich ist, scheinen sich nach den Beobachtungen zuverlässiger Tierzüchter gewisse Rassen nur schwierig zu kreuzen, ja sogar einzelne durch Zuchtwahl von gemeinsamem Stamme hervorgegangene Formen überhaupt nicht mehr fruchtbar zu begatten. Die von Europa aus in Paraguay eingeführte Hauskatze hat sich dort nach Rengger im Laufe der Zeit wesentlich verändert und eine entschiedene Abneigung gegen die europäische Stammform gewonnen. Das europäische Meerschwein paart sich nicht mehr mit der südamerikanischen Form, von der es wahrscheinlich abstammt. Das Porto-Santo-Kaninchen, welches im 15. Jahrhundert von Europa aus auf Porto-Santo bei Madeira übertragen wurde, hat sich in dem Grade verändert, daß seine Kreuzung mit den europäischen Kaninchenrassen nicht mehr gelingt.

Weder die morphologischen Eigentümlichkeiten noch die vollkommene Fruchtbarkeit sind somit unwandelbare Merkmale der Spezies, eine wichtige Einsicht, mit welcher auch die veränderte Auffassung des Systems zusammenhängt.

Die Lehre Lamarcks.

Die ältere Lehre von der Konstanz der Arten betrachtete die Spezies als von Anfang an unveränderlich und nahm deren gesonderte Schöpfung an. Die Vollkommenheiten in der Anpassung der baulichen Einrichtungen der Tiere an die Lebensverhältnisse wurden *teleologisch* erklärt, d. h. als einem bestimmten Endzweck entsprechend betrachtet (Cuviers *„principe des causes finales“).*

Der Lehre von der Konstanz der Arten steht die gegenwärtig bei den Naturforschern fast allgemein geltende *Deszendenz-* oder *Transmutations*lehre, nach welcher die Arten veränderlich sind und von einander abstammen, gegenüber.

Bei der Unmöglichkeit, den Artbegriff scharf zu definieren, waren zu Anfang des 19. Jahrhunderts angesehene Naturforscher, einerseits durch die vielfachen Übergänge der Formen, andererseits durch die Resultate der sogenannten künstlichen Züchtung, zur Bekämpfung der Ansicht von der Unveränderlichkeit der Arten veranlaßt.

Es war zuerst Jean Lamarck, welcher 1802[1]) und eingehender 1809 in seiner „Philosophie zoologique“ die Entwicklung des Tierreiches durch Umwandlung der Arten aussprach. Nach Lamarck sind die Arten

---

[1]) J. Lamarck, Recherches sur l’organisation des corps vivants et particulièrement sur son origine, sur les causes de ses développements et des progrès de sa composition etc. Paris 1802. Philosophie zoologique. Paris 1809. Deutsche Übers. von A. Lang. Jena 1876.

nicht unveränderlich, sondern bilden durch Abänderung Varietäten, die zu neuen Arten werden. Die Art besitzt eine nur relative Konstanz. Im Laufe großer Zeiträume sind alle jetzt lebenden Organismen allmählich von einfachsten, durch Urzeugung entstandenen Organismen aus hervorgegangen. Als Grund der Variation betrachtet **Lamarck** den Einfluß der sich ändernden Lebensverhältnisse, welche bei den Tieren neue Bedürfnisse und Gewohnheiten hervorrufen, die nun infolge des vorzugsweisen Gebrauches oder Nichtgebrauches eines Organes im Laufe der Zeit eine zweckentsprechende Veränderung im Bau beursachen. Die so erworbenen Eigentümlichkeiten werden nach Lamarcks Ansicht auf die Nachkommen vererbt. So stellt sich Lamarck vor, daß die Schwimmhaut an den Zehen der Schwimmvögel und Frösche durch die wiederholten Anstrengungen dieser Tiere entstanden ist, sich an der Oberfläche des Wassers schwimmend zu bewegen, wodurch die Haut an der Basis der Zehen sich allmählich ausdehnte. Die Verkümmerung des Auges beim Maulwurf, der Verlust der Extremitäten bei Schlangen, der Zähne in den Kiefern der Wale und vieler Edentaten werden als Folge des Nichtgebrauches abgeleitet.

Lamarcks Lehre kann als Theorie *der aktiven Anpassung* oder als *„Anpassung an die physiologischen Bedürfnisse“* (Depéret) bezeichnet werden. Indessen war Lamarck weit entfernt, dieses Prinzip für ausreichend zu halten, um mittels desselben den gesamten Entwicklungsprozeß und die natürliche Ordnung der Stufenreihe der Organismen zu erklären. Vielmehr nahm derselbe noch eine *innere,* in den Organismen wirkende, auf die von dem erhabenen Urheber aller Dinge eingesetzte Ordnung zurückzuführende Ursache an, der zufolge die Organismen mit Notwendigkeit einer wachsenden Ausbildung der Organisation entgegenstreben, welche darauf ausgeht, eine regelmäßige Stufenfolge herzustellen.

Ziemlich gleichzeitig mit Lamarck sprach Etienne Geoffroy St. Hilaire als Verfechter der Idee von der einheitlichen Organisation aller Tiere vor seinem Gegner Cuvier die Überzeugung aus, daß die Arten nicht von Anfang an in unveränderter Weise existiert hätten. Obwohl im wesentlichen mit der Lehre Lamarcks in Übereinstimmung, schrieb er der eigenen Tätigkeit des Organismus für die Umbildung einen geringeren Einfluß zu und glaubte die Umgestaltung durch die *direkte* Wirkung der Veränderungen der Außenwelt *(monde ambiant)* erklären zu können, welche eine ziemlich plötzliche Entstehung neuer Formen bedingt. So stellte er sich beispielsweise vor, daß infolge des vermehrten Sauerstoffgehaltes der Atmosphäre das Blut der höheren Vertebraten eine gesteigerte Temperatur gewonnen habe und die Schuppen von Reptilien zu Federn geworden seien.

Auch Goethe ist, wenn nicht als Mitbegründer der Deszendenzlehre, so doch als Anhänger und Verteidiger des natürlichen Entwicklungsprinzips zu nennen. Durch die Art seiner Naturbetrachtung war Goethe zu einer geistvollen Vergleichung des nebeneinander bestehenden Mannigfaltigen geführt, das sich ihm nicht nur in harmonischer Wechselbeziehung,

sondern in „unaufhaltsam fortschreitender Umbildung“ darstellte. Von dem Gedanken erfüllt, in der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen die Einheit der Grundlage nachzuweisen, wurde er der Entdecker des Zwischenkiefers beim Menschen und der Metamorphose der Pflanzen (auch Begründer der freilich in neuerer Zeit als unhaltbar erkannten Wirbeltheorie des Schädels).

Auf die Ansichten von Lamarck und Geoffroy mußte dann später die Umgestaltung der geologischen Grundanschauungen zurückführen. Anstatt durch die Cuviersche Lehre von großen Erdrevolutionen und außergewöhnlichen, alles Leben vernichtenden Katastrophen suchte Lyell *(Principles of Geology)* die geologischen Veränderungen aus den noch heute ununterbrochen und allmählich wirkenden Kräften mit Benützung sehr bedeutender Zeiträume zu erklären. Indem die Geologen mit Lyell die Hypothese von zeitweise erfolgten Störungen des gesetzmäßigen Naturverlaufes aufgaben, mußten sie auch die Kontinuität des Lebendigen für die aufeinanderfolgenden Perioden der Erdbildung annehmen und die großen Veränderungen der organischen Welt auf kleine und langsam, aber während der großen Zeiträume ununterbrochen wirkende Einflüsse zurückzuführen suchen.

Darwins Theorie der natürlichen Auswahl, Selektionstheorie.

Es bedurfte einer besser begründeten und durch ein festeres Fundament gestützten Theorie, um der unbeachtet gebliebenen Transmutationshypothese größeren Nachdruck zu verleihen. Eine solche verdanken wir Ch. Darwin,[1]) welcher unter Verwertung eines umfassenden Materials von Tatsachen durch die ihm eigentümliche *Selektionstheorie (Darwinismus)* die in Vergessenheit geratene Deszendenzlehre von neuem begründete und zur allgemeinen Anerkennung brachte.

Darwin weist auf die Veränderlichkeit *(Variabilität)* der Organismen sowie auf die Tatsache der *Vererbung* hin, zufolge welcher die Charaktere der Eltern auf die Nachkommen übertragen werden. Mit der Vererbung des Gleichartigen verknüpft sich die individuelle Variation in den Eigenschaften der Nachkommen und es entstehen Abänderungen, auf welche von neuem das Gesetz der Vererbung Anwendung findet. Darwin geht von den Rassen der gezähmten (domestizierten) Tiere, im speziellen jenen der Haustaube aus, welche nachweislich von einer einzigen wilden Art abstammen. Diese Rassen entstehen unter der Hand des Züchters durch Auswahl. Unter den sich bietenden Varietäten, welche vererbt werden, wählt der Züchter jene Individuen zur Nachzucht aus, die ihm nützliche

[1]) Ch. Darwin, On the origin of species by means of natural selection. London 1859, übers. von V. Carus. 7. Aufl., Stuttgart 1884. Ferner Ch. Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, übers. von V. Carus. 2 Bde. 1873. Ch. Darwin, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Übers. von V. Carus. 2 Bde. 1875.

Abweichungen aufweisen. Durch fortgesetzte planmäßige Zuchtwahl können diese Eigentümlichkeiten bis zur Entstehung von Varietäten gesteigert werden, welche so weit von einander abstehen wie Arten in der Natur. Die Verschiedenheiten sind zuweilen, so bei den Taubenrassen, derart erhöht, daß für die Rassen verschiedene Gattungen gebildet werden müßten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auf diesem Wege die zahlreichen Haustierrassen in früheren Zeiten unbewußt vom Menschen gezüchtet worden sind.

Im Naturleben wirken analoge Vorgänge, um Varietäten ins Leben zu rufen. Auch hier zeigen die Individuen einer Art Verschiedenheiten und es gibt eine *natürliche Zuchtwahl,* welche, durch den *Kampf* der Organismen *ums Dasein* hervorgerufen, eine Auswahl veranlaßt und nur die für die jeweiligen Verhältnisse passendsten Varietäten erhält.

Alle Tiere und Pflanzen stehen, wie bereits Decandolle und Lyell erörtert hatten, in gegenseitiger Mitbewerbung und ringen untereinander und mit den äußeren Lebensbedingungen um ihre Erhaltung. Die Pflanze kämpft gegen die Verhältnisse des Klimas, der Jahreszeit und des Bodens, sie steht aber auch mit anderen Pflanzen in Mitbewerbung um die Erhaltung, indem sie diesen durch überreiches Wachstum die Möglichkeit des Fortbestehens entzieht. Die Tiere stellen den Pflanzen nach und zerstören dieselben beständig in großer Menge, sie leben aber auch untereinander in gegenseitigem Vernichtungskriege. Der Kampf ums Dasein ist die unvermeidliche Folge des starken Verhältnisses, in welchem sich alle Organismen zu vermehren streben. Jeder Organismus erzeugt weit mehr Abkömmlinge, als überhaupt bestehen können. Einer bestimmten Größe der Fruchtbarkeit entspricht bei jeder Art ein gewisses Maß der Zerstörung, denn fiele die letztere aus, so würde die Zahl der Nachkommen selbst bei geringer Fruchtbarkeit zufolge der geometrischen Zunahme so außerordentlich groß sein, daß keine Gegend das Erzeugnis ernähren könnte. Schon Linné hat berechnet, daß eine einjährige Pflanze, welche nur zwei Samen erzeugt, wenn diese wieder in gleicher Weise sich vermehren, in zwanzig Jahren eine Million Nachkommen liefern würde. Von einem Elefantenpaar würden nach einer Berechnung Darwins nach 740—750 Jahren nahezu 19 Millionen Nachkömmlinge am Leben sein, bei der Annahme, daß während der Zeit einer 60jährigen Fortpflanzungsfähigkeit nur sechs Junge von einem Paar erzeugt würden und ein Alter von 100 Jahren erreicht würde. Fiele umgekehrt der durch die Fruchtbarkeit, Größe, besondere Organisation, Färbung etc. gegebene Schutz hinweg, so müßte die betreffende Art bald von der Erde verschwinden. Unter den verwickelten Lebensbedingungen und gegenseitigen Beziehungen ringen selbst die entferntesten Glieder (wie nach dem von Darwin erörterten Beispiele der Klee und die Mäuse) ums Dasein. Unter Kampf ums Dasein versteht Darwin aber nicht bloß die Abhängigkeit der Lebewesen von einander und den übrigen Lebensverhältnissen, sondern auch den Erfolg in bezug auf Hinterlassung von Nachkommenschaft. Es zeigt sich als Folge dieses Kampfes ums Dasein,

daß trotz der großen Produktivität vieler Pflanzen und Tiere die Zahl der Individuen, welche zur Fortpflanzung gelangen, unter sich gleichbleibenden Verhältnissen gleich bleiben wird, so daß also von einer Pflanze, welche jährlich 1000 Samen erzeugt, nur einer zur Entwicklung kommt. Daraus geht die große Zerstörung vornehmlich der Samen und Entwicklungszustände hervor.

Der Kampf ums Dasein ist am heftigsten zwischen Individuen und Varietäten derselben Art, da diese für ihre Existenz dieselben Lebensbedingungen erfordern.

Da viel mehr Individuen erzeugt werden, als sich zu erhalten vermögen, so ist einzusehen, daß einerseits diejenigen Individuen, welche einen auch nur geringen Vorteil vor anderen voraus haben, die größte Wahrscheinlichkeit besitzen, sich zu erhalten und Nachkommen zu produzieren, jene aber, welche eine geringe nachteilige Abänderung zeigen, der Zerstörung anheimfallen. Die Erhaltung günstiger und die Zerstörung nachteiliger individueller Verschiedenheiten ist es, was Darwin als *natürliche Zuchtwahl* oder *Überleben des Passendsten* bezeichnet. Durch sie werden vorteilhafte Abänderungen nur zum Nutzen des betreffenden Organismus erhalten.

Was Darwin *sexuelle Zuchtwahl* nennt, ist der Kampf der Individuen des einen Geschlechts, zumeist der Männchen um die Weibchen, erscheint somit als spezieller Fall der natürlichen Zuchtwahl. Männchen, welche in diesem Kampfe am besten bestehen, werden die meiste Nachkommenschaft hinterlassen. Der Gesang, die Pracht des männlichen Gefieders bei Vögeln, die mannigfaltigen Waffen bei den Männchen von Säugetieren, Insekten etc. werden auf die Wirkung der sexuellen Zuchtwahl zurückgeführt.

Da der Kampf ums Dasein zwischen Organismen, welche dieselben Bedingungen für ihre Existenz erfordern, am schärfsten ist, erklärt es sich, daß weiter von einander in Konstitution und Lebensweise differierende Varietäten die größte Aussicht haben werden, sich zu erhalten. Wie denn auch Versuche lehren, daß eine Strecke Landes mit derselben Grasart besät, weniger Individuen enthält, als wenn Gräser verschiedener Gattungen auf derselben ausgesät werden. Natürliche Zuchtwahl begünstigt somit divergierende Formen und führt selbst zur Divergenz der Charaktere. Das Aussterben von Mittelformen wird dadurch verursacht. Die durch natürliche Zuchtwahl begünstigte *Divergenz des Charakters* ist mit Ursache davon, daß die Arten ziemlich scharf begrenzt erscheinen; doch wirkt hierbei auch Kreuzung innerhalb der Spezies mit, durch die ihr Charakter rein und einförmig erhalten wird. Fortgesetzt führt Divergenz des Charakters zu den großen Unterschieden, welche den höheren Kategorien des Systems, wie Gattung, Ordnung, Klasse entsprechen.

Wenn wir in der Natur nicht eine unendlich große Zahl von Arten finden, so hat dies seinen Grund in dem Umstande, daß ein jedes Gebiet

bloß eine bestimmte Menge von Organismen zu erhalten vermag. Im Falle sehr viele Arten vorhanden wären, würde jede einzelne Form nur durch eine geringe Individuenzahl vertreten sein; solche Arten können leicht durch zufällige Schwankungen der Lebensbedingungen zum Aussterben gelangen, sie unterliegen aber auch der Gefahr, infolge von Inzucht zu schwinden.

Die Zweckmäßigkeiten im Bau und die Anpassungen der Organismen an die besonderen Lebensverhältnisse, welche man bisher nur teleologisch umschreiben konnte, werden durch die Darwinsche Theorie auf Kausalverhältnisse, auf notwendig wirkende Ursachen zurückgeführt und in ihrem natürlichen Zusammenhange durch die Utilitätstheorie verständlich gemacht, nach welcher alle Zweckmäßigkeiten im Bau zum Vorteile des Besitzers entstanden sind.

Die Lehre von der *natürlichen Züchtung (Selektionstheorie)* stützt sich einerseits auf die Tatsachen der Vererbung und Anpassung, andererseits auf den überall in der Natur nachweisbaren *Kampf ums Dasein* und erscheint als das Fundament der Darwinschen Theorie. In ihrem Grundgedanken eine Anwendung der Populationslehre von Malthus auf das Tier- und Pflanzenreich, wurde sie gleichzeitig mit Darwin auch von Wallace[1]) entwickelt von Darwin aber in der umfassendsten wissenschaftlichen Begründung durchgeführt. Freilich müssen wir eingestehen, daß die Züchtungslehre Darwins, obwohl auf biologische Vorgänge und offenbar wirksame Gesetze des Naturlebens gestützt, doch weit davon entfernt ist, die letzten Ursachen der zahlreichen Anpassungen aufzudecken.

Man hat Darwin häufig vorgeworfen, daß er in seinem Erklärungsversuche für das Auftreten von Varietäten dem Zufall eine bedeutende Rolle einräume, das ganze Gewicht auf die Wechselverkettungen der Organismen im Kampfe ums Dasein lege, dagegen den direkten Einfluß physikalischer Wirkung auf Formabweichungen unterschätze. Dieser Vorwurf scheint jedoch aus einem Mißverständnisse zu entspringen. Darwin sagt selbst, daß der öfter von ihm gebrauchte Ausdruck „Zufall" — für das Auftreten irgendwelch kleiner Abänderung — eine ganz inkorrekte Ausdrucksweise sei, nur geeignet, unsere gänzliche Unwissenheit über die Ursache jeder besonderen Abweichung zu bekunden. Wenn Darwin allerdings durch eine Reihe von Betrachtungen zu dem Schlusse kommt, den Lebensbedingungen, wie Klima, Nahrung etc., für sich allein einen nur geringen direkten Einfluß auf Veränderlichkeit zuzuschreiben, da z. B. dieselben Varietäten unter den verschiedensten Lebensbedingungen entstanden seien und verschiedene Varietäten unter gleichen Bedingungen auftreten, auch die Anpassung von Organismus an Organismus unmöglich durch solche Einflüsse hervorgebracht sein könne, so erkennt er doch den primären An-

---

[1]) A. R. Wallace, Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. Autoris. deutsche Ausg. von A. B. Meyer. Erlangen 1870. A. R. Wallace, Der Darwinismus. übers. von Brauns. Braunschweig 1891.

laß zu geringen Abweichungen der Struktur in der veränderten Beschaffenheit der Nahrungs- und Lebensbedingungen.

Die Entstehung von *Varietäten* oder *Rassen* würde aber nur der erste Schritt in den Vorgängen der stetigen Umbildung der Organismen sein. Obgleich der Prozeß der Zuchtwahl nur sehr langsam wirkt, so bleibt doch keine Grenze für den Umfang und die Größe der Veränderungen, für die endlose Verknüpfung der gegenseitigen Anpassungen der Lebewesen, wenn man für die Wirksamkeit der natürlichen Zuchtwahl sehr lange Zeiträume in Anschlag bringt. Mit Hilfe dieses weiteren Faktors der bedeutenden Zeitdauer, welche nach den Tatsachen der Geologie nicht von der Hand gewiesen werden kann, wird der Übergang von Varietäten zu Arten verständlich. Indem die Varietäten im Laufe der Zeit immer mehr auseinanderweichen, gewinnen sie schließlich die Bedeutung von Arten. *Nach Darwin ist daher die Varietät beginnende Art. Die Art hat darnach die Bedeutung einer selbständigen unveränderlichen Einheit verloren* und erscheint in der großen Entwicklungsreihe nur als vorübergehender, auf kürzere oder längere Zeitperioden beschränkter und veränderlicher Formenkreis, *als Inbegriff der Zeugungskreise, welche bestimmten Lebensbedingungen entsprechen und unter diesen ihre wesentlichen Merkmale unverändert erhalten.* Die verschiedenen Kategorien des Systems bezeichnen den näheren oder entfernteren Grad der Verwandtschaft und das System ist der Ausdruck der genealogischen, auf Abstammung gegründeten Blutsverwandtschaft. Es muß aber als eine lückenhafte Stammtafel erscheinen, da die ausgestorbenen Urahnen der jetzt lebenden Organismen aus der geologischen Urkunde nur sehr unvollkommen zu erschließen sind, unzählige Zwischenglieder fehlen und vollends aus den ältesten Zeiten keine Spuren organischer Überreste erhalten sind. Nur die äußersten Spitzen der Zweige des unendlich umfassenden und verästelten Stammbaumes sind erhalten, während von den zahllosen, auf das mannigfaltigste ramifizierten Ästchen lediglich hie und da ein Knotenpunkt nachgewiesen wird. Daher erscheint es bei dem gegenwärtigen Stande unserer Erfahrungen unmöglich, eine hinreichend sichere Vorstellung von dem natürlichen Stammbaum der Organismen zu gewinnen, dessen Bild sich mit dem jeweiligen Stande unserer Kenntnisse verändern wird.

Der Abstammungslehre entsprechend kann eine *systematische Einheit* (Spezies, Genus etc.) nur auf *eine* Wurzel zurückzuführen sein. Man spricht in solchem Falle von *monophyletischem* Ursprung.

Ein *Formtypus* hingegen kann auf zwei oder mehrere Wurzeln zurückgehen, *diphyletischen* oder *polyphyletischen* Ursprung besitzen, und repräsentiert dann keine *systematische* Einheit. So ist die Medusenform diphyletischen Ursprungs, indem *Hydromedusen* und *Scyphomedusen* aus zwei differenten Polypenformen (Hydropolypen, Scyphopolypen) getrennt entstanden sind; auch die verschiedenen schlangenähnlichen Echsen *(Pygopodidae, Anguidae, Amphisbaenidae)* und die *Schlangen* sind nicht aus

einer gemeinsamen Wurzel, sondern polyphyletisch aus verschiedenen fußtragenden Eidechsenformen entstanden. In diesen und anderen Fällen, wie bei Mimikry, handelt es sich um die Erscheinung gleichgerichteter Entwicklung, sog. *Parallelentwicklung* (auch als Konvergenz bezeichnet).

Beweisgründe für die Deszendenz- oder Transmutationslehre.

Wenn man die Deszendenzlehre und die zur Begründung derselben aufgestellten Theorien von Lamarck und Darwin einer Kritik unterzieht, so ergibt sich sehr bald, daß eine *direkte* Beweisführung unmöglich ist, da sich die Lehre auf Voraussetzungen stützt, welche sich der Kontrolle direkter Beobachtung entziehen. Während nämlich für die Umwandlungen der Formen unter natürlichen Lebensbedingungen Zeiträume gefordert werden, die auch nicht annähernd menschlicher Beobachtung zur Verfügung stehen, sind andererseits die bestimmten und sehr komplizierten Wechselwirkungen, welche im Naturleben Tiere und Pflanzen im Sinne der natürlichen Züchtung zu verändern bestreben, nur im allgemeinen abzuleiten, im einzelnen aber so gut als unbekannt. Die Wirkung der *natürlichen* Züchtung für die Entstehung von Arten im Sinne Darwins ist daher nur an erdachten Beispielen zu beleuchten und wahrscheinlich zu machen.

Dahingegen läßt sich für die Richtigkeit der Deszendenz- oder Transmutationslehre ein vollständiger Wahrscheinlichkeitsbeweis nicht nur durch *die gesamte Morphologie,* sondern auch mit Hilfe der *Ergebnisse der Paläontologie* und *der geographischen Verbreitung* führen.

1. Die Bedeutung der Morphologie.

Zunächst erscheint die gesamte Morphologie als eingehender indirekter Beweis. Die auf Übereinstimmung in wichtigen oder geringfügigen Merkmalen gegründeten Ähnlichkeitsabstufungen der Arten, welche man schon längst metaphorisch mit dem Ausdruck *„Verwandtschaft“* bezeichnete, führten zur Aufstellung der systematischen Kategorien, von denen die höchste die Übereinstimmung in den allgemeinsten Eigenschaften erfordert. Die Übereinstimmung zahlreicher Tiere in dem allgemeinen Plane der Organisation, wie z. B. der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere in dem Besitze einer die Achse des Körpers durchsetzenden Skeletsäule, zu welcher die Zentralteile des Nervensystems rückenständig, die Organe der Ernährung und Fortpflanzung bauchständig liegen, erklärt sich sehr gut nach der Deszendenztheorie aus der Abstammung aller Wirbeltiere von einer gemeinsamen, die Charaktere des Tierkreises besitzenden Stammform. In gleicher Weise erklärt sich die Gemeinsamkeit der Charaktere, durch welche die übrigen Gruppen und Untergruppen von der Klasse an bis zur Gattung ausgezeichnet sind, sowie die Möglichkeit, eine Einordnung aller organischen Wesen in allgemeinere Abteilungen und Gruppen auszuführen. Auch die Unmöglichkeit einer scharf gegliederten Klassifizierung

wird nach der Deszendenzlehre durchaus verständlich. Die Theorie fordert eben die Existenz von Übergangsformen zwischen den Gruppen näherer und entfernterer Verwandtschaft und erklärt aus dem Erlöschen zahlreicher Typen im Laufe der Zeit, daß gleichwertige Gruppen einen so sehr verschiedenen Umfang haben und oft nur durch ganz vereinzelte Formen repräsentiert sein können.

Wie mit den allgemeinen zur Systematik verwerteten Charakteren verhält es sich nun überhaupt mit all den unzähligen Tatsachen, welche die vergleichende Anatomie zutage gefördert hat. Betrachtet man beispielsweise die Bildung der Extremitäten bei den Wirbeltieren, so ergibt sich trotz der großen Verschiedenheiten eine gemeinsame Grundform, die aber in den Besonderheiten ihrer Teile, entsprechend den jedesmaligen Leistungen und Anforderungen der Lebensweise, in den einzelnen Abteilungen auf das mannigfaltigste modifiziert erscheint.

Dimorphismus und Polymorphismus. Als Zeugnis für die Wirksamkeit der Anpassung sind die Erscheinungen des Dimorphismus und Polymorphismus (Vielgestaltigkeit) im Formenkreise derselben Spezies hervorzuheben und unter diesen die Gegensätze der männlichen und weiblichen Geschlechtstiere, welche sich aus ursprünglich gleichgestalteten Tieren entwickelt haben. Männchen und Weibchen weichen nicht nur darin ab, daß diese Eier, jene Samen erzeugen, sondern zeigen im Zusammenhange mit den verschiedenen Leistungen, welche an Eier- und Samenproduktion anknüpfen, sekundäre Geschlechtscharaktere, deren Existenz mit Hilfe der natürlichen und der von Darwin unterschiedenen geschlechtlichen Zuchtwahl eine Erklärung findet. Und zwar sind es in der Regel die Männchen, welche den Jugendformen gegenüber bedeutender umgestaltet erscheinen.

Bei Parasiten erreicht der Dimorphismus des Geschlechtes das höchste Extrem. In diesem Falle ist es das Weibchen, das weitgehend umgestaltet ist, während die Männchen die ursprünglichere Körpergestalt bewahrt haben. Bei vielen parasitischen Krebsen werden solche Extreme von unförmig großen, der Sinnes- und Bewegungsorgane, ja der Gliederung des Leibes verlustig gegangenen Weibchen mit winzig kleinen Zwergmännchen durch zahlreiche Zwischenstufen vermittelt und es liegen die Beziehungen auf der Hand, welche als Ursache des Sexualdimorphismus gewirkt haben. Der Einfluß parasitischer Lebensweise gestaltet die Körperform der am Wirtstier (zuweilen dauernd) befestigten Weibchen in der Weise um, daß die Fähigkeit der Lokomotion in verschiedenen Stufen herabsinkt und die Organe der Bewegung bis zum völligen Schwunde verkümmern. Der gesamte Körper gewinnt durch die zufolge günstiger Ernährungsbedingungen enorm vergrößerten Ovarien eine unförmige Gestalt und bildet Auswüchse, in welche die Ovarien einwuchern. Beim Männchen hingegen erscheinen keineswegs die Fähigkeit der Ortsbewegung und die Ausbildung der Bewegungsorgane herabgesetzt, im Zusammenhange mit der dem Männchen zufallenden Aufgabe aktiver Geschlechtstätigkeit und vor allem der Aufsuchung des Weib-

chens zur Begattung. Da auch das männliche Keimmaterial nicht voluminös ist, so führt im Extrem der Parasitismus im männlichen Geschlechte zur Zwerggestalt des Pygmäenmännchens.

Indessen gibt es auch zahlreiche Beispiele von Dimorphismus und Polymorphismus innerhalb desselben Geschlechtes, welche aus der Anpassung innerhalb des dem männlichen oder weiblichen Geschlechte zugehörigen Formenkreises erklärt werden. Solcher Polymorphismus im weiblichen Geschlechte wurde bei malaiischen Papilioniden *(P. memnon, polytes, ormenus)* beobachtet und zum Teile für mit Mimikry zusammenhängend erklärt. Bei *P. memnon* z. B. gleicht eine Reihe von weiblichen Formen dem Männchen, während eine andere Reihe von Weibchen dem *Papilio coon* gleich sieht (Mimikry). Ob die dimorphen Weibchen einiger *Hydroporus-* und *Dytiscus*-Arten sowie der Libellulidengattung *Neurothemis* von gleichem Gesichtspunkte zu beurteilen sind, erscheint fraglich; hier bietet die eine weibliche Form stets eine nähere Beziehung in Gestalt und Farbe zu dem männlichen Tiere. In anderen Fällen haben die Verschiedenheiten mehr Beziehung zu Klima und Jahreszeit (Saisondimorphismus der Schmetterlinge) und betreffen auch die männlichen Tiere, oder sie stehen im Zusammenhange mit der verschiedenen Form der Fortpflanzung (Parthenogenese) wie bei der Heterogonie *(Chermes, Aphis).* Viel seltener treten zwei verschiedene Formen von Männchen mit ungleicher Gestaltung der zur Begattung bezüglichen sekundären Sexualcharaktere auf, so die durch Fritz Müller bekannt gewordenen „Riecher“ und „Packer“ einer Scherenassel *(Leptochelia [Tanais] dubia).*

Neben den dimorphen Geschlechtstieren können aber innerhalb derselben Art noch weitere zu bestimmten Leistungen befähigte Formengruppen auftreten, so daß sich ein *Polymorphismus* der zu gleicher Art gehörigen Individuen ergibt. Am bekanntesten sind derartige Fälle bei Insekten, welche in sog. Staaten zusammenleben, wo eine dritte, zuweilen selbst wieder in mehrere differente Formenreihen gesonderte Individuengruppe gefunden wird, welche sich bei verkümmerten Geschlechtsorganen nicht fortzupflanzen vermag, dagegen in dem gemeinsamen Stocke die Arbeiten der Nahrungsbeschaffung, Verteidigung und Brutpflege übernimmt und diesen Tätigkeiten angepaßte Besonderheiten in Körperbau und Organisation zur Erscheinung bringt. Am mannigfaltigsten aber erscheint der *Polymorphismus*[1]) an den zu Tierstöcken vereinigten Hydroiden, den *Siphonophoren* u. a. ausgebildet.

Schützende Ähnlichkeiten und Mimikry. Eine andere Reihe von Erscheinungen, welche in gleicher Weise als nützliche Abänderung erklärt wird, betrifft die schützenden Ähnlichkeiten der Tiere in Farbe und Gestalt mit der Umgebung sowie die sog. Nachäffung oder Mimikry. Es zeigen

---

[1]) R. Leuckart, Über den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitsteilung in der Natur. Gießen 1851.

Wüstentiere die Sandfarbe, arktische Formen die weiße Farbe des Schnees, nächtliche Tiere sind grau, Baumtiere häufig grün gefärbt. Als speziellere Modifikationen schützender Färbung erscheint die Farbenzeichnung des Tigers, Leopards, die verschiedene Verteilung der Flügelfärbung bei Schmetterlingen je nach der Haltung der Flügel des ruhenden Tieres, unter denselben die bekannte *Kallima,* welche sitzend in Form und Färbung des Flügels einem trockenen Blatte gleicht. Auffällige Beispiele für schützende Ähnlichkeiten bieten auch die Gespenstheuschrecken *(Phasmatiden),* wie das sog. wandelnde Blatt (*Phyllum,* Fig. 1), welches in Farbe und Form des Körpers, der Flügel und der Beine einem Blatte sehr ähnlich sieht.

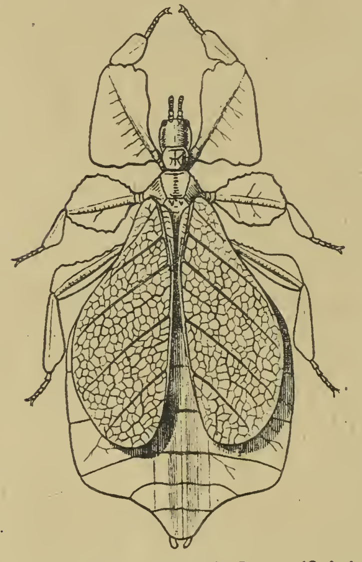


Fig. 1. *Phyllum pulchrifolium* (Original).
$^2/_3$ d. nat. Gr.



Fig. 2. *a Dismorphia (Leptalis) leuconoë* (Pieride). — *b Ithomia ilerdina* (die nachgeahmte Heliconide) (nach Bates).
Nat. Gr

Auch die verschiedene Farbe des Sommer- und Winterkleides vieler Vögel und Säugetiere gehört in die Reihe dieser Erscheinungen. Die Fälle von Mimikry, die vornehmlich durch Bates, Wallace und Trimen bekannt geworden sind, schließen sich an die so verbreitete schützende Ähnlichkeit vieler Tiere unmittelbar an. Mimikry beruht darauf, daß gewisse Tierformen anderen sehr verbreiteten und durch irgendwelche Eigentümlichkeiten vorteilhaft geschützten Arten in Form und Färbung zum Verwechseln ähnlich sehen, als wenn sie dieselben kopiert hätten. So z. B. wiederholen unter den Schmetterlingen gewisse *Leptaliden* bestimmte Arten der Gattung *Heliconius,* welche durch einen gelben, unangenehm riechenden Saft vor der Nachstellung von Vögeln und Eidechsen geschützt zu sein scheinen, in der äußeren Erscheinung und in der Art des Fluges und teilen mit den nachgeahmten Arten Aufenthalt und Standort (Fig. 2). Eine Parallele finden wir in den Tropen der alten Welt, wo die *Danaiden* und *Acraeiden* von *Papilioniden (Amauris [Danais] niavius* von *Papilio hippocoon* und von dem

Nymphaliden *Hypolimnas anthedon)* kopiert werden. Häufig sind Fälle von Mimikry zwischen Insekten verschiedener Ordnungen; Schmetterlinge wiederholen die Form von Hymenopteren, welche durch den Besitz des Stachels geschützt sind (*Trochilium apiforme, Vespa crabro* etc.) (Fig. 3), ebenso gleichen gewisse Bockkäfer Bienen- und Wespenarten *(Charis melipona, Odontocera odyneroides),* die Orthopterengattung *Condylodera tricondyloides* von den Philippinen einer Cicindelengattung *(Tricondyla).* Zahlreiche Dipteren zeigen Form und Färbung von stechenden Sphegiden und Wespen, manche Spinnen ähneln Insekten. Auch bei Schlangen (die giftlose *Urotheca elapoides* ahmt den giftigen *Elaps fulvius* nach) und Vögeln sind einzelne Beispiele von Mimikry bekannt geworden. Die Grundlage für die Entstehung der Mimikry wird in der gleichen Grundform, derselben Textur und ähnlicher Gestalt der Flügel sowie wahrscheinlich auch in ursprünglich ähnlicher Farbe und Zeichnung bei nachäffenden und nachgeäfften Formen zu suchen sein. Indessen wird die biologische Bedeutung der Mimikry vielfach bezweifelt und es werden die Fälle sog. Mimikry als bloße Parallelentwicklungen erklärt.



Fig. 3. *a Trochilium apiforme, b Vespa crabro.* Nat. Gr.

Rudimentäre Organe. Auch das so verbreitete Vorkommen rudimentärer Organe erklärt sich in befriedigender Weise. Durch Anpassung an besondere Lebensbedingungen sind die früher arbeitenden Organe ganz allmählich oder auch wohl plötzlich außer Funktion gesetzt und im Laufe der Generationen immer schwächer geworden bis zur totalen Verkümmerung und Rückbildung. So wird das Rudimentärwerden des Flügels bei Insekten und Vögeln auf Inseln, als diesen Tieren nützlich, durch natürliche Zuchtwahl befördert worden sein.

Auch läßt sich durchaus nicht für alle Fälle behaupten, daß die rudimentären Organe überhaupt nutzlos wären, im Gegenteile haben dieselben oft eine Nebenfunktion (der primären Funktion gegenüber) für den Organismus gewonnen. Wir treffen z. B. bei einigen Schlangen (Riesenschlangen) zu den Seiten des Afters kleine, mit je einer Klaue versehene Hervorragungen, *Afterklauen,* an. Dieselben entsprechen abortiv gewordenen Extremitätenstummeln, dienen aber nicht zur Unterstützung der Lokomotion, sondern sind wenigstens im männlichen Geschlechte Hilfswerkzeuge der Begattung. Die Blindschleichen besitzen trotz des Mangels von Vorder-

beinen ein rudimentäres Schultergerüst und Brustbein, vielleicht im Zusammenhange mit dem Schutzbedürfnisse des Herzens oder mit einem Nutzen bei der Respiration. Wenn wir sehen, daß sich im Fötus vieler Wiederkäuer obere Schneidezähne entwickeln, die jedoch niemals zum Durchbruch gelangen, so liegt es nahe, diesen Gebilden eine Bedeutung für das Wachstum der Kiefer zuzuschreiben. In vielen Fällen dagegen sind wir nicht imstande, irgendwelche Funktion der rudimentären Organe nachzuweisen; doch ist hier wie übrigens bei allen rudimentären Bildungen ihr Vorkommen aus der Vererbung zu erklären.

Ontogenie. Die Erscheinungen der *individuellen* Entwicklung vom Ei bis zur ausgebildeten Form (Ontogenie) liefern sehr wichtiges Beweismaterial für die Richtigkeit der Deszendenzlehre.

Es kommen hier folgende Tatsachen in Betracht: 1. Die Organisation der Entwicklungszustände und der erwachsenen Form weisen Verschiedenheiten auf und während der individuellen Entwicklung bildet sich eine zunehmende Komplikation der Organisation aus. 2. Die zu einem Typus gehörigen Tiere haben sehr ähnliche, mit gleichen Organanlagen ausgestattete Embryonen; der Verlauf der Entwicklungsvorgänge zeigt eine um so größere Übereinstimmung, je näher die systematische Verwandtschaft der ausgebildeten Formen ist. 3. Bestehen Beziehungen zwischen der ontogenetischen Entwicklung einer Form zu den im System ausgesprochenen Abstufungen. In den aufeinander folgenden Entwicklungszuständen kehren Züge sowohl der tieferstehenden als der höher entwickelten Gruppen desselben Typus wieder. Besonders im Falle der Metamorphose wird diese Beziehung ersichtlich. Beispielsweise wiederholen gewisse frühe Embryonalstadien der Säugetiere Bildungen (Anlagen von Kiemenspalten), die zeitlebens bei Fischen fortdauern. Die Metamorphose des Frosches beginnt mit einem Stadium, welches in Form, Organisation und Bewegungsweise an den Fischtypus anschließt, und führt durch Larvenphasen hindurch, in welchen sich die Charaktere anderer Amphibienordnungen wiederholen.

Biogenetisches Grundgesetz.[1]) Die unbestreitbare Ähnlichkeit zwischen aufeinanderfolgenden Stadien in der Entwicklungsgeschichte des Individuums und zwischen den verwandten Gruppen des Systems berechtigt, eine Parallele zu konstatieren zwischen jener und der Entwicklung der Tierreihe. Diese Parallele, die natürlich im einzelnen gar mancherlei größere und geringe Abweichungen zeigt, erklärt sich aus der Deszendenzlehre, nach welcher, wie Fr. Müller erörterte, *in der Entwicklungsgeschichte des Individuums die geschichtliche Entwicklung der Art sich mehr oder minder vollständig abspiegelt.* Dieselbe war bereits von zahlreichen älteren Forschern, so J. F. Meckel, K. E. v. Baer, erkannt. Schon Meckel begründete

[1]) J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie. 1. Teil. Halle 1821. K. E. v. Baer, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg 1828. Fr. Müller, Für Darwin. Leipzig 1864. E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bde. Berlin 1866.

den Satz, daß eine der Entwicklung in der Tierreihe parallel laufende Entwicklung der einzelnen Organismen besteht, und bezeichnete denselben treffend als „Gleichung zwischen der Entwicklung des Embryo und der Tierreihe". E. Haeckel hat dieses Verhältnis als *biogenetisches Grundgesetz* bezeichnet und in dem Satze *„Die Ontogenie* (Keimesgeschichte) *ist eine kurze Wiederholung der Phylogenie* (Stammesgeschichte)" formuliert. „Die in der Entwicklungsgeschichte erhaltene geschichtliche Urkunde wird" — wie Fr. Müller ausführte — „allmählich verwischt, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Tiere einschlägt, und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf ums Dasein, den die freilebenden Larven zu bestehen haben." So wirkt die besondere Art der Ernährung des Embryos (bei Vermehrung des Nahrungsdotters oder bei Nahrungszufuhr durch eine direkte Verbindung, Placenta, mit dem mütterlichen Körper) verändernd auf den Verlauf der Entwicklung ein. Bei der Entwicklung mittels Metamorphose hinwieder sind die mannigfaltigen speziellen Anpassungen der Larvenformen, welche wie jene der erwachsenen Zustände mit den besonderen Lebensbedingungen zusammenhängen, auf sekundäre Veränderungen zurückzuführen. Dagegen wird die Urgeschichte der Art „in ihrer Entwicklungsgeschichte um so vollständiger erhalten sein, je länger die Reihe der Jugendzustände ist, die sie gleichmäßigen Schrittes durchläuft" (Fr. Müller).

Die Auffassung, daß sich in der Ontogenie die Stammesentwicklung abspiegle, gründet sich auf die weitgehende Übereinstimmung von ontogenetischen Stufen mit niederen Organisationsstufen, aber auch auf die Erscheinungen bei der Vererbung, nach welchen nicht bloß die Eigenschaften der Elterntiere in den Nachkommen wieder auftreten, sondern auch in dem entsprechenden Alter, wenn auch zuweilen wohl früher, zum Vorschein kommen. Zwar treten manche Eigenschaften der Eltern in den nächsten Nachkommen oft nicht in Erscheinung — wie die Geschlechtscharaktere nur in demselben Geschlechte wiederkehren oder wie beim Generationswechsel; sie werden aber auch in diesem Falle, jedoch *latent* vererbt. Das Wiederhervortreten von Merkmalen der Vorfahren nach einer oder mehreren Generationen wird als *Atavismus* oder *Rückschlag* bezeichnet.

Unter den ontogenetischen Entwicklungsstadien sind gemäß den früher angeführten Sätzen solche zu unterscheiden, welche auf Stammformen beziehbar sind, und diese werden als *palingenetische* oder *phyletische* Stadien bezeichnet, von anderen, sog. *caenogenetischen* oder *sekundären* Stadien, die eine solche Beziehung auf Stammformen nicht gestatten, sondern sich als spezielle Anpassungen erweisen. Die Entscheidung, ob ein Stadium ein palingenetisches oder caenogenetisches ist, wird nicht immer sogleich zu treffen sein. Aus der Wiederholung eines Entwicklungsstadiums innerhalb einer Gruppe folgt noch nicht, daß ein solches, wenn auch charakteristisches Stadium ein phyletisches sei. Dies gilt z. B. vom Nauplius der

Crustaceen, der zwar für diese eine charakteristische Larvenform repräsentiert, sich aber als erst innerhalb der Gruppe erworbene, caenogenetische Larve erweist. Gleiches gilt für die Zoëa der Crustaceen sowie die Raupen der Insekten. Bei anderen Fällen kommt hinwieder in Betracht, daß die zum Vergleiche mit ontogenetischen Stufen herangezogene niedere Tierform keinen primären Formentypus wiederholt, sondern sich als sekundär geschlechtsreif gewordene Larvenform herausstellt, daß sog. *Neotenie* besteht, d. h. die Beibehaltung der Larvencharaktere auch zur Zeit der Fortpflanzung. Letzteres trifft z. B. für die *Copelata (Appendicularien)* zu, welche kaum eine Stammform der sedentären Ascidien wiederholen, obgleich sie einige Charaktere der Ascidienstammform an sich tragen; desgleichen erweisen sich die perennibranchiaten Amphibien (z. B. Axolotl) als geschlechtsreif gewordene Larvenzustände. Wenn hingegen ein bestimmtes Stadium in der Ontogenie bei verschiedenen Gruppen ganz allgemein wiederholt wird und zugleich einen Vergleich mit dem entwickelten Zustande einer niederen Tierform gestattet, dann wird es möglich sein, mit einiger Sicherheit ein solches Stadium als phyletisches zu erkennen (so das einzellige Stadium, die Blastula, Gastrula, Trochophora).

In der Ontogenie eines Tieres erscheinen jedoch nur wenige Stadien mit größerer Konstanz im Vergleiche mit der vorauszusetzenden großen Vorfahrenreihe. Diese Tatsache läßt sich mit Hilfe der von Darwin ausgesprochenen Annahme erklären, daß *in der Entwicklung der Arten Perioden relativer Konstanz mit solchen rascherer Variation gewechselt haben.* Die Formzustände, in denen die Stammformen lange Zeit hindurch als geschlechtsreife Formen bestanden haben, spiegeln sich gemäß der Vererbung noch in der Ontogenie ab, während die phylogenetischen Formzustände aus der Zeit rascherer Variation sich in der Ontogenie nicht ausgeprägt finden und abgekürzt durchlaufen werden.

Die Richtigkeit dieser Annahme wird durch die auf paläontologischem Gebiete gewonnene Erfahrung gestützt, daß Arten innerhalb eines geologischen Zeitabschnittes ziemlich konstant bleiben, mit dem Eintritte einer neuen Epoche dagegen durch abgeänderte verwandte Arten ersetzt erscheinen (abgesehen davon, daß eine Anzahl der alten Arten vollständig erlischt), daß eine Tiergruppe plötzlich einen gewaltigen Aufschwung zeigt und eine große Zahl neuer Formen aufweist. Sie steht auch mit der Erkenntnis in Einklang, daß in der Entwicklung der Erdoberfläche lange Perioden geringer Veränderungen mit Zeiten tiefergreifender Umgestaltungen wechselten.

Man beobachtet endlich als ganz allgemeine Erscheinung, daß sich in der Ontogenie Charaktere der geschlechtsreifen Form schon früh zeigen, wodurch der ursprüngliche Charakter eines phyletischen Entwicklungsstadiums verändert erscheint. Es erweisen sich nämlich stets alle vorausgehenden (auch phyletischen) Entwicklungszustände durch die Eigentümlichkeiten der geschlechtsreifen Form beeinflußt.

2. Die Bedeutung der Geologie und Paläontologie.

Den Tatsachen der Morphologie parallel liefern die Ergebnisse der geologischen und paläontologischen Forschung[1]) wichtige Zeugnisse für die Richtigkeit der Lehre von der allmählichen Entwicklung der Gattungen, Familien, Ordnungen etc. mittels Abänderung der Arten. Zahlreiche und mächtige Gesteinsschichten, welche im Laufe der Zeit in bestimmter Reihenfolge nacheinander aus dem Wasser abgelagert wurden, bilden im Verein mit gewaltigen Eruptivmassen die feste Rinde unserer Erde. Die ersteren oder sedimentären Ablagerungen enthalten eine Menge von Überresten einer vormals lebenden Tier- und Pflanzenbevölkerung begraben. Obwohl uns diese Petrefakten mit einer sehr bedeutenden Zahl und großen Formenmannigfaltigkeit vorweltlicher Organismen bekannt gemacht haben, so bilden sie doch nur einen sehr kleinen Bruchteil der ungeheuren Menge von Lebewesen, welche zu allen Zeiten die Erde bevölkert haben. Immerhin reichen sie zur Erkenntnis aus, daß zu den Zeiten, in welchen die einzelnen Ablagerungen entstanden sind, eine Tier- und Pflanzenwelt existierte, die sich von der gegenwärtigen Fauna und Flora um so mehr entfernt, je tiefer die betreffenden Gesteine in der Schichtenfolge liegen, je weiter wir in der Geschichte der Erde zurückgehen. Untereinander zeigen die Versteinerungen verschiedener Ablagerungen eine um so größere Verwandtschaft, je näher dieselben in der Aufeinanderfolge der Schichten aneinander grenzen. Jede sedimentäre Bildung eines bestimmten Alters hat im allgemeinen ihre besonderen, am häufigsten auftretenden Charakterversteinerungen (Leitfossile), aus denen man unter Berücksichtigung der Schichtenfolge auf die Stelle zurückschließen kann, welche die zugehörige Schichte in dem geologischen Systeme einnimmt. Die Petrefakten bilden daher neben der Aufeinanderfolge der Schichten das wichtigste Hilfsmittel zur Bestimmung des relativen geologischen Alters der Ablagerungen.

Man nahm früher an, daß gleichzeitige Ablagerungen überall die gleichen Arten enthalten müßten und daß die einzelnen durch bestimmte Schichtenfolge charakterisierten geologischen Abschnitte, die sog. Formationen oder Systeme,[2]) scharf und ohne Übergänge abzugrenzen seien.

---

[1]) K. v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). I. T., 3. Aufl., bearb. v. F. Broili; II. T., 2. Aufl., bearb. v. F. Broili, E. Koken u. M. Schlosser. München und Berlin 1910—1911. M. Neumayr, Die Stämme des Tierreiches. I. Bd. Wien und Prag 1889.

[2]) Zur Übersicht der geologischen Formationen diene folgende Tabelle:

Känozoische Ära	Jetztzeit (Alluvium) Quartärformation (Diluvium = Pleistozän) Tertiärformation (Pliozän, Miozän, Oligozän, Eozän)
Mesozoische Ära	Kreideformation Juraformation Triasformation

Große Katastrophen sollten zeitweilig das organische Leben vernichtet haben und neue Schöpfungen an Stelle der alten getreten sein.

Diese Vorstellungen konnten sich nur so lange aufrecht erhalten, als die Kenntnis der fossilen Organismen noch sehr unvollständig war, die geologischen Untersuchungen auf kleine Gebiete beschränkt blieben und man das Vorhandensein verschiedener Provinzen und Ablagerungsfazies sowie klimatischer Zonen in früheren Perioden nicht berücksichtigte. Bald zeigte es sich, daß gar manche Arten aus einer in die andere Formation hineinreichen und daß sowohl das Aussterben alter wie das Auftreten neuer Arten nicht überall gleichzeitig erfolgte.



Fig. 4. *Pterodactylus elegans* (nach Zittel).

Das Aussterben von Formen in historischer Zeit, wie des Moa, des Dodo, des Riesenalks *(Alca impennis),* des Borkentieres *(Hydrodamalis gigas)* und des Quagga, die Existenz einer Anzahl von Tieren, die im Erlöschen begriffen sind, wie Wisent, Steinbock, Seeotter, Luchs, europäischer Biber, bieten eine Erscheinung, wie sie ehedem in gleicher Weise zu konstatieren ist. So ist im Laufe der geologischen Entwicklung eine große Anzahl den älteren Formationen eigentümlicher Tiertypen (wie die *Ichthyosauria, Sauropterygia, Dinosauria, Pterosauria* [Fig. 4], die *Trilobiten* und *Gigantostraca,* die *Conularien, Belemniten* und *Ammoniten,* die *Cystoidea* und *Blastoidea* u. a.), ohne irgend Nachkommen hinterlassen zu haben, vollständig verschwunden, während andere sich in Resten (Relikten) bis in die heutige Lebewelt als altertümliche Formen und Zeugen für die Kontinuität der aufeinanderfolgenden Formen erhalten

Paläozoische Ära	Perm- oder Dyasformation Karbonformation Devonformation Silurformation Kambrische Formation
Algonkische Ära	Präkambrische Formation
Archäische Ära	

haben (so *Foraminiferen, Lingula, Pentacrinus, Limulus, Nebalia, Skorpion, Pleurotomaria, Nautilus, Sphenodon, Insektenfresser, Procavia, Tapir),* die übrigen dagegen in ihren modifizierten weiter entwickelten Nachkommen sich in der heutigen Lebewelt vertreten finden.

Auf diese Weise kann sowohl die Kontinuität des Lebendigen, wie die nahe Verwandtschaft der Organismen in den aufeinanderfolgenden Zeiträumen der Entwicklung als erwiesen gelten. Indessen verlangt die Darwinsche Lehre auch das Vorhandensein zahlreicher fein abgestufter Übergangsformen und Verbindungsglieder zwischen den verschiedenen Gruppen der Lebewelt. Dieser Anforderung vermag die Paläontologie nur in unvollkommener Weise zu entsprechen, da solche Zwischenglieder für die bei weitem größere Zahl der Formen in der geologischen Urkunde fehlen. Dieser Mangel, den Darwin selbst als Einwurf gegen seine Theorie anerkennt, verliert indessen einen Teil seiner Bedeutung, wenn wir die Bedingungen erwägen, unter denen überhaupt organische Überreste der Nachwelt erhalten wurden, und die Gründe kennen lernen, welche die *außerordentliche Unvollständigkeit der geologischen Urkunde* beweisen, uns außerdem klar machen, daß solche Übergänge zum Teil als Arten beschrieben sein müssen.

Zunächst werden wir nur von denjenigen Organismen Überreste in den Ablagerungen zu erwarten haben, welche Hartgebilde des Körpers besaßen, da im allgemeinen nur diese, wie Knochen und Zähne der Vertebraten, Kalk- und Kieselgehäuse von Mollusken und Rhizopoden, Schalen und Stacheln der Echinodermen, Chitingebilde der Arthropoden etc., der raschen Verwesung Widerstand leisten und zu allmählicher Petrifikation gelangen. Von zahllosen und besonders niederen Organismen, welche fester Skeletteile entbehren, wird demnach in dem geologischen Berichte eine nähere Kunde fehlen. Von Landbewohnern konnten versteinerte Überreste nur zurückbleiben, wenn ihre Leichen bei großen Überschwemmungen oder zufällig durch diese oder jene Veranlassung vom Wasser ergriffen und hier oder dort angeschwemmt, von erhärtenden Schlammteilen rasch umgeben wurden. Daher erklärt sich die relative Armut an fossilen Säugetieren. Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung die Tatsache, daß von in historischer Zeit ausgestorbenen Tierformen Reste bereits zu den Seltenheiten gehören *(Dodo, Hydrodamalis).*

Günstiger gestaltete sich die Erhaltung für die Süßwasserbewohner, am günstigsten für die Meeresbevölkerung, da die marinen Ablagerungen den lokal beschränkten Süßwasserbildungen gegenüber eine ungleich bedeutendere Ausdehnung besitzen.

Somit ergibt sich schon aus der Entstehungsweise der Ablagerungen die große Mangelhaftigkeit der paläontologischen Überreste, die sich zudem auf die relativ jüngeren Ablagerungen beschränken; denn die ältesten und untersten sehr mächtigen Schichtenkomplexe erscheinen ihrem Mineralbestande nach so völlig verändert, daß eingeschlossene organische Residuen unkenntlich gemacht oder zerstört werden mußten.

Daher konnte sich nur ein sehr kleiner Bruchteil der untergegangenen Tier- und Pflanzenwelt im fossilen Zustande erhalten und von diesem ist wiederum nur ein kleiner Teil unserer Kenntnis erschlossen. Deshalb dürfen wir nicht etwa aus dem Mangel fossiler Reste auf die Nichtexistenz von Zwischengliedern schließen. Wenn dieselben in dem Verlaufe einer Formation fehlen oder wenn eine Art zum ersten Male in der Mitte der Schichtenfolge auftritt und alsbald verschwindet, oder wenn plötzlich ganze Gruppen von Arten erscheinen und ebenso plötzlich aufhören, so können diese Tatsachen nicht gegen die Deszendenztheorie herangezogen werden. Es hat sich auch gezeigt, daß große Wanderungen der Tiere infolge geographischer Veränderungen den lokal plötzlichen Abbruch einer Formenreihe oder das plötzliche Auftreten einer Tiergruppe verursachen.

Für einzelne Fälle sind jedoch Reihen von Übergangsformen zwischen mehr oder minder entfernten Organismen bekannt geworden und zahlreiche Arten erscheinen als Zwischenglieder anderer Arten und Gattungen; wir sehen ferner nicht selten Arten und Artengruppen ganz allmählich beginnen, zu einer außerordentlichen Verbreitung gelangen, wohl auch in spätere Formationen hinübergreifen und ganz allmählich wieder verschwinden. Diese positiven Tatsachen aber haben bei der Unvollständigkeit der versteinerten Überreste einen ungleich höheren Wert. Von Beispielen solcher Formenreihen, welche uns die Paläontologie liefert, möge es genügen, auf *Ammoneen* und einige *Gastropoden* hinzuweisen.

Eine Reihe von Verbindungsgliedern verschiedener Gruppen von *Ammoneen* haben namentlich Würtenberger und Neumayr nachgewiesen. Später wurde auch der Zusammenhang zwischen Ammoneen mit losen Umgängen und ihren Vorfahren mit geschlossener Spiralschale erkannt und weiter gezeigt, daß die jurassischen Ammoneen aus primitiven Formen der Gattung *Phylloceras* herzuleiten sind; endlich konnte man verschiedene Reihen von permischen und triadischen Ammoniten auf Goniatitenstämme des Karbon und Devon zurückführen. Keine von diesen Reihen der Ammoneen ist lückenlos im Sinne der Forderung der Darwinschen Lehre oder so vollständig wie von den *Gastropoden* die *Planorbis*-Reihe von Steinheim oder jene von Neumayrs Paludinen. Die in dem Steinheimer Süßwasserkalk angehäuften Gehäuse der *Planorbis multiformis* beginnen mit ganz flachen Formen und führen in der Schichtenfolge nach aufwärts zu immer höheren, schließlich kreiselförmigen Abänderungen. Von den Paludinen aus den tertiären Ablagerungen Slawoniens hat Neumayr gezeigt, daß von der als Stammform anzusehenden *Paludina neumayri* zahlreiche Zwischenglieder, der geologischen Schichtenfolge entsprechend, zu einer als *Paludina hörnesi* bezeichneten Form hinführen, welche Charaktere der als *Tulotoma* unterschiedenen Gattung aufweist (Fig. 5).

Am wichtigsten aber dürften die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen von Tieren und Pflanzen der Gegenwart zu fossilen Überresten der jüngsten und jüngeren Ablagerungen sein. Insbesondere finden wir im Diluvium und in den verschiedenen Formationen der Tertiärzeit für zahlreiche jetzt lebende Arten die unmittelbar vorausgehenden Stammformen, und zwar werden die faunistischen Charakterzüge, die wir bei der gegenwärtig lebenden Tierwelt der verschiedenen Kontinente und geographischen

Provinzen beobachten, durch die in den jüngsten Schichten begrabenen Überreste ihrer Stammeltern vorbereitet.

Zahlreiche fossile Säugetiere aus dem Diluvium und den jüngsten (pliozänen) Tertiärformationen Südamerikas gehören den noch jetzt in diesem Weltteil verbreiteten Typen aus der Ordnung der *Edentata Xenarthra* an. Faultiere und Armadille von Riesengröße *(Megatherium, Megalonyx, Glyptodon* etc.) bewohnten ehemals denselben Kontinent, dessen lebende Säugetierwelt durch die Faultiere, Gürteltiere und Ameisenfresser ihren so spezifischen Charakter erhält. Neben jenen Riesenformen sind aber in den Knochenhöhlen Brasiliens auch kleine, ebenfalls ausgestorbene Arten bekannt geworden, die den jetzt lebenden teilweise so nahestehen, daß sie als deren Stammformen gelten könnten. Dieses Gesetz der *„Sukzession gleicher*



Fig. 5. Formenreihe abändernder Paludinen aus den unterpliozänen Paludinenschichten Slawoniens (nach Neumayr).

a Paludina neumayri aus den tiefsten Schichten. *k Paludina hoernesi* aus den höchsten Schichten. *b—i* Zwischenformen aus dazwischenliegenden Schichten.

Typen“ an denselben Örtlichkeiten findet auch auf die Säugetiere Neuhollands Anwendung, dessen Knochenhöhlen zahlreiche, mit den jetzt lebenden Beutlern dieses Kontinents nahe verwandte Arten enthalten. Dasselbe gilt ferner für die Riesenvögel Neuseelands und auch für die Säugetiere der Alten Welt.

Die Annäherung vorweltlicher Formen an die der Jetztzeit tritt auch bei den niederen einfacheren Tieren in weit früherer Zeit auf als bei jenen höherer Organisation. Schon zur Kreidezeit lebten Rhizopoden, welche von lebenden Arten nicht abzugrenzen sind. Die Mollusken der jüngeren Tertiärzeit stimmen schon in der Mehrzahl ihrer Arten mit den jetzt lebenden überein, während die Insekten jener Formationen noch bedeutend abweichen. Dagegen sind die Säugetiere selbst in den pleistozänen (diluvialen)

Ablagerungen zum Teil nach Art und Gattung verschieden, obwohl sich eine Reihe von Formen über die Eiszeit hinaus in die gegenwärtige Epoche erhalten hat.

Aus diesem Grunde und wegen der relativen Vollständigkeit der tertiären Überreste erscheint es von besonderem Interesse, die rezente Säugetierfauna durch die pleistozänen Formen bis in die älteste Tertiärzeit zurück zu verfolgen. Rütimeyer unternahm es zuerst, die Grundlinien zu einer paläontologischen Entwicklungsgeschichte für die *Huftiere* und vornehmlich die *Wiederkäuer* zu entwerfen, und gelangte auf Grund detaillierter geologischer und anatomischer (Milchgebiß) Vergleichungen zu Resultaten, welche es nicht bezweifeln lassen, daß ganze Reihen heutiger Säugetierspezies unter sich und mit fossilen in kollateraler oder direkter Blutsverwandtschaft stehen. Und Rütimeyers Versuch wurde durch die umfassenden Arbeiten von W. Kowalevsky im Prinzip bestätigt sowie durch Aufstellung einer natürlichen, genetisch begründeten Klassifikation der Huftiere erweitert.

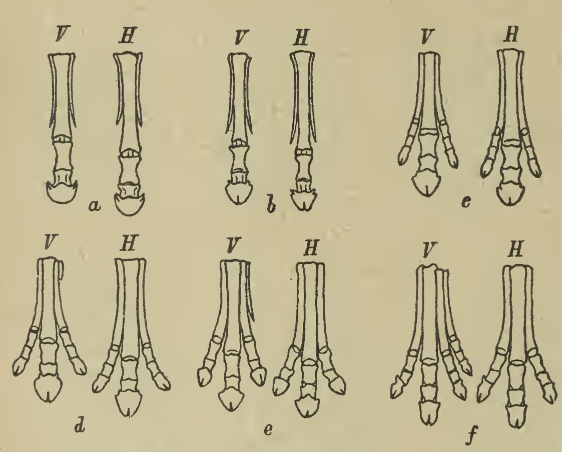


Fig. 6. Vorder- *(V)* und Hinterfuß *(H)* von *a Equus*, *b Pliohippus*, *c Protohippus*, *d Miohippus*, *e Mesohippus*, *f Orohippus* (nach Marsh).

Dazu kommen noch die Forschungen von Marsh, Osborn, Scott, Matthew, welche auf Grund zahlreicher Funde in Nordamerika die Genealogie der *Equiden* außerordentlich vervollständigten (Fig. 6). Auf den untereozänen *Eohippus,* der an den Vorderfüßen noch vier komplete Zehen und ein Rudiment der Innenzehe, am Hinterfuße drei komplete Zehen und ein Rudiment der fünften Zehe besaß, folgte der mitteleozäne *Orohippus,* bei dem an den Vordergliedmaßen auch noch die kleine Zehe neben den drei den Boden berührenden Hauptzehen als Afterzehe vorhanden war; auf diesen der oligozäne *Mesohippus* mit einem Rudiment der fünften Zehe am Vorderfuße und stärker vortretender Mittelzehe, sodann der dreihufige *Miohippus* aus dem Miozän; an diese reihen sich die miozänen *Protohippus* und *Merychippus,* bei denen die Seitenzehen als Afterzehen nicht mehr den Boden berührten, und der bis ins Pliozän verbreitete *Pliohippus,* welchem bereits die Afterzehen gefehlt haben dürften; diesen schließen sich in Nordamerika pleistozäne einhufige *Equiden* an, die aber alle ausgestorben sind. In Europa und Asien hat sich ein Seitenzweig der nordamerikanischen Equiden ausgebildet, welchem das pliozäne *Hipparion* (mit Afterzehen neben der Mittelzehe) angehört, aus dem die einhufige diluviale und rezente eurasische Gattung

Equus hervorging, bei der nur rudimentäre Metatarsalia und Metacarpalia der zweiten und vierten Zehe, die sog. Griffelbeine zu Seiten der mächtig ausgebildeten Mittelzehe vorhanden sind.

Für einige Säugetierordnungen, wie für die *Edentata Nomarthra* und *Xenarthra,* die Waltiere, lassen sich freilich zur Zeit die Wurzeln ihres



Fig. 7. *Archaeopteryx lithographica.*
(Exemplar des mineralogischen Museums in Berlin, nach Dames.)

Ursprunges nicht näher zurückverfolgen, während für einzelne Ordnungen, wie Halbaffen, Karnivoren und Huftiere, in Resten ausgestorbener Typen merkwürdige Zwischenglieder *(Kollektivtypen)* entdeckt worden sind. Für diese erscheinen wiederum die Tertiärreste Nordamerikas von hervorragender Bedeutung. Hier lebten im Eozän die *Condylarthra,* die wahrscheinlichen Stammformen der perissodaktylen und artiodaktylen Huftiere, welche auch gemeinsame Merkmale mit den primitiven Fleischfressern, den *Creodontien,* aufweisen.

Auch Europa hat ausgestorbene Kollektivtypen von Säugetieren aufzuweisen, von denen uns tertiäre Reste überkommen sind, so die *Anoplo-*

theriden, welche in ihrem Skelete Merkmale von Nonruminantien und Ruminantien vereinigen.

Noch auf anderen Gebieten hat die Paläontologie Verbindungsglieder von Tiergruppen, selbst von Ordnungen und Klassen kennen gelernt. Die *Stegocephalen,* die ursprünglichsten und ältesten, schon in der Steinkohlenformation auftretenden Amphibien zeigen in ihren baulichen Eigentümlichkeiten Beziehungen zu ursprünglichen Reptilien. Im Kaplande lebten einst Reptilien *(Theromorphen),* welche im Gebiß und in Gestaltung der Extremitäten an Säugetiere erinnern und zu der Annahme Anlaß gaben, in diesen Formen Ahnen der Säugetiere zu sehen.

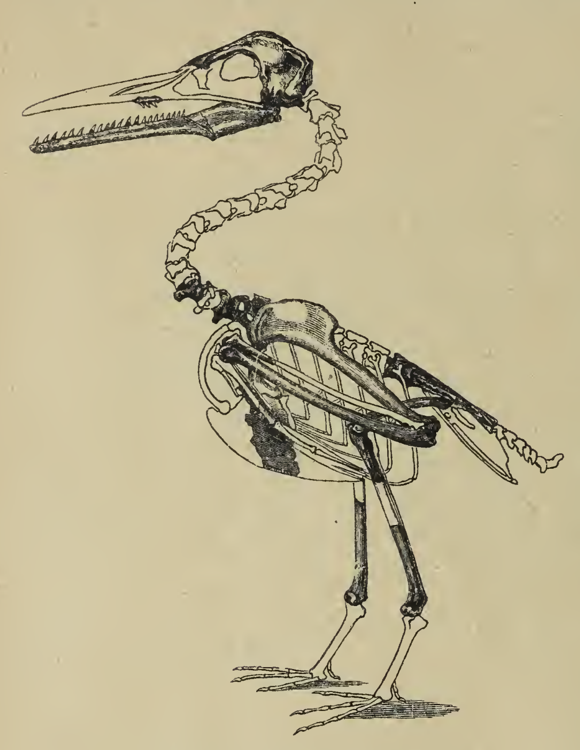


Fig. 8. *Ichthyornis dispar.*
(Nach Marsh, restauriert)

Selbst für die streng abgeschlossene, im Körperbau so einförmig gestaltete Klasse der Vögel bietet Anschlüsse eine merkwürdige Vogelform *(Archaeopteryx lithographica)* aus dem Solnhofener Schiefer (Fig. 7), welche statt des kurzen Vogelschwanzes einen langen, aus 20 Wirbeln zusammengesetzten Reptilschwanz mit zweizeilig angeordneten Steuerfedern trug *(Saururae)* und eine Eidechsenhand mit drei bekrallten Fingern besaß; Hals- und Rückenwirbel waren amphizöl. Das Tier besaß ein Gebiß, welches aus spitzen, in den Kiefern eingekeilten Zähnen bestand. Außerdem wurden amerikanische Vogeltypen aus der Kreide bekannt, welche untereinander und von den Saururen viel weiter als jetzt lebende Vögel irgendwelcher Ordnung divergieren. Dieselben, von Marsh als *Odontornithes* bezeichnet und als Subklasse unterschieden, besaßen Zähne in den schnabelartig verlängerten Kiefern. Die einen (Ordnung *Ichthyornithes*) hatten bikonkave Wirbel, eine Crista sterni und wohlentwickelte Schwingen (*Ichthyornis,* Fig. 8), die anderen *(Odontocolcae),* mit normalen Wirbeln, ohne Brustbeinkiel und mit rudimentären Schwingen, waren flugunfähig (*Hesperornis,* Fig. 9).

Vergleichen wir, von den ältesten der erhaltenen Formationen an, die Tier- und Pflanzenbevölkerung der aufeinanderfolgenden Perioden der Erd-

bildung, so wird mit der allmählichen Annäherung an die Fauna und Flora der Jetztzeit im ganzen und großen ein stetiger Fortschritt vom Niederen zum Höheren offenbar. Die ältesten Formationen der sog. archäischen Ära, deren Gesteine sich in metamorphischem Zustande befinden und ihrer ungeheuren Mächtigkeit nach unermeßliche Zeiträume zu ihrer Entstehung notwendig gehabt haben, führen keine fossilen Reste. *Die gesamte und gewiß reichhaltige Organismenwelt der ältesten Perioden ging unter, ohne deutlichere Spuren zurückzulassen.* Denn schon die älteste fossilführende Formation, das Praecambrium, weist Reste hochentwickelter Tierformen, wie Mollusken, Trilobiten, Gigantostraken auf. In den darauffolgenden sehr umfangreichen Schichtengruppen der paläozoischen Ära finden sich aus der Pflanzenwelt ausschließlich Kryptogamen, nicht bloß Tange, sondern insbesondere auch bereits höher organisierte Formen aus der Reihe der Pteridophyten. Zahlreiche zum Teil ausgestorbene Seetiere aus sehr verschiedenen Gruppen, Coelenteraten, Echinodermen, Mollusken, Brachiopoden, Krebse *(Leptostraken*-ähnliche *Hymenocaris, Trilobiten)* und Fische, unter letzteren höchst eigentümliche, gepanzerte Formen *(Placodermi),* belebten die Meere der Primärzeit. Von Landbewohnern finden wir Skorpioniden schon im Silur. Zahlreicher werden die Reste der Landtiere im Karbon, wo wir Insekten *(Palaeodictyoptera)* auftreten sehen. In der Karbonformation erscheinen auch Amphibien *(Stegocephalen, Archegosaurus)* mit Chorda und Knorpelskelet sowie Reptilien in ursprünglichen Formen *(Diaptosauria, Cotylosauria),* während noch die Fische, aber ausschließlich Knorpelfische und Ganoiden mit Chorda dorsalis, und unter den Pflanzen die Gefäßkryptogamen (Baumfarne, Cycadofilicineen, Lepidodendren, Calamiten, Sigillarien) dominieren.

In der Sekundärzeit erlangen von Wirbeltieren die zuerst im oberen Karbon erscheinenden Reptilien und in der Pflanzenwelt die bereits zur Steinkohlenzeit vereinzelt auftretenden Gymnospermen eine solche vorwiegende Bedeutung, daß man nach ihnen die ganze Ära das Zeitalter der Saurier und Gymnospermen genannt hat. Unter den ersten sind die kolossalen, auf das Land angewiesenen *Dinosaurier,* die Flugeidechsen oder *Pterosaurier* und die meerbewohnenden *Ichthyosaurier* und *Sauropterygier* der Sekundärzeit ganz eigentümlich. In der Trias treten die ersten Knochenfische auf. Auch Säugetiere finden sich schon sowohl in den obersten Schichten der Trias als im Jura, und zwar ausschließlich den ursprünglichsten Organisationsstufen, den ausgestorbenen *Multituberculata* angehörig und auf insektivore Beuteltiere und insektivore Monodelphia hinweisend; die Vögel beginnen im oberen Jura *(Archaeopteryx).* Blütenpflanzen erscheinen zuerst in der Kreide.

In der Tertiärzeit kommen neben Insekten und Vögeln die Blütenpflanzen und die Säugetiere zu so reicher Entfaltung, daß man diesen Zeitraum als den der Laubwälder und Säugetiere bezeichnet hat. In den oberen Tertiärablagerungen steigert sich dann die Annäherung an die Gegenwart

für Tiere und Pflanzen immer mehr. Während zahlreiche niedere Tiere und Pflanzen nicht nur der Gattung, sondern auch der Art nach mit lebenden



Fig. 9. *Hesperornis regalis,* restauriert (nach Marsh).

identisch sind, gewinnen auch die Arten und Gattungen der höheren Tiere eine größere Ähnlichkeit mit denen der Gegenwart. Mit dem Übergang in die diluviale und rezente Zeit nehmen unter den Blütenpflanzen die höheren

Typen an Zahl und Verbreitung zu und wir werden in allen Ordnungen der Säugetiere mit Formen bekannt, welche in ihrem Bau nach bestimmten Richtungen immer eingehender spezialisiert erscheinen. Erst im Diluvium finden wir unzweifelhafte Spuren für das Dasein des Menschen.

Trotz der großen Unvollständigkeit der geologischen Urkunde genügt das gebotene Material zum Nachweise einer fortschreitenden Entwicklung von einfachen und niederen zu höheren Organisationsstufen.

3. Die Bedeutung der geographischen Verbreitung.

Die geographische Verbreitung der Tiere und Pflanzen bietet sehr verwickelte und oft schwer verständliche Verhältnisse dar. Auch sind unsere Erfahrungen auf diesem Gebiete noch zu beschränkt und weit von der kaum lösbaren Aufgabe entfernt, ein vollständiges Bild von der Verteilung der Tiere über die Erdoberfläche zu entwerfen.

Die Ursachen für die geographische Verbreitung der Organismen sind 1. Biologische. Sie beruhen auf dem Bestreben aller Organismen, sich stark zu vermehren und zufolge davon ein immer größeres Gebiet einzunehmen, sowie auf der Größe ihrer Anpassungsfähigkeit. 2. Geographische Veränderungen und klimatische Verschiedenheiten im Laufe der geologischen Epochen und mit ihnen zusammenhängende Wanderungen.

Die gegenwärtige Verteilung von Tieren und Pflanzen erscheint als das kombinierte Resultat der einstmaligen Verbreitung ihrer Vorfahren und der seitdem eingetretenen geologischen Umgestaltungen der Erdoberfläche. Demnach ist die Tier- und Pflanzengeographie[1]) zunächst mit demjenigen Teile der Geologie, welcher die jüngsten Vorgänge der Gestaltung der Erdrinde und ihre Einschlüsse zum Gegenstande hat, innig verkettet; sie kann sich daher nicht darauf beschränken, die Verbreitungsbezirke der jetzt lebenden Tier- und Pflanzenformen festzustellen, sondern muß auf die Ausbreitung der in den jüngsten Formationen eingeschlossenen Überreste, der

[1]) L. K. Schmarda, Die geographische Verbreitung der Tiere. Wien 1853. L. Rütimeyer, Über die Herkunft unserer Tierwelt, Basel und Genf 1867. P. L. Sclater, Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis der geographischen Zoologie, Erlangen 1876. A. R. Wallace. Die geographische Verbreitung der Tiere übers. von A. B. Meyer. 2 Bde. 1876. Island life. London 1880. E. Sueß, Über die vermeintlichen säkularen Schwankungen einzelner Teile der Erdoberfläche. Verhandl. geol. Reichsanst. Wien 1880. Das Antlitz der Erde. III. 1909. W. T. Blanford, Anniversary Address to the Geological Society. Proc. Geol. Soc. 1890. A. Heilprin, The geographical and geological Distribution of Animals. 2. Aufl. London 1894. A. E. Ortmann, Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena 1896. R. v. Lydekker, Die geographische Verbreitung und geologische Entwicklung der Säugetiere, deutsche Übers. von Siebert. 2. Aufl. Jena 1901. H. v. Ihering, Archhelenis und Archinotis. Leipzig 1907. A. Steuer, Planktonkunde. Leipzig u. Berlin 1910. Ferner die Arbeiten von Dana, Huxley, A. Agassiz, Allen, Trouessart, Haacke, Jacobi, Théel, M. Weber, Burkhart, Pfeffer, J. Murray, Meisenheimer, Depéret, A. Brauer, Zschokke, Arldt, Hesse, Scharff, Handlirsch u. a.

nächsten Verwandten und Vorfahren der gegenwärtigen Lebewelt Rücksicht nehmen. Wenn wir zwischen dem Norden Amerikas und Europas sowie Nordasien, andererseits zwischen Südamerika, Afrika und Australien ähnliche (sog. vikariierende oder Repräsentativformen, Buffon) oder gemeinsame Typen finden, so weisen im ersten Falle die gemeinsamen Bewohner des Nordens beider Kontinente, Eisfuchs, Vielfraß und Bär, Wolf und Luchs, Murmeltier und Schneehase, Rentier und Hirsch, Bison und für ältere Perioden Pferd, Mammut und Moschusochse auf eine frühere zirkumpolare Brücke des Nordens hin, wie im zweiten Falle die Verbreitung der Galaxiiden, der Beuteltiere, Landoligochaeten *(Acanthodriliden)* sich aus der ehemaligen Existenz kontinentaler Verbindungen auf der südlichen Halbkugel (teilweise durch Vermittlung eines antarktischen Kontinents) erklären läßt. Obwohl in diesem Sinne die Wissenschaft der Tiergeographie noch viele Fragen offen läßt, sind doch zahlreiche und wichtige Tatsachen der geographischen Verbreitung mit der Deszendenztheorie in Einklang zu bringen.

Für die Richtigkeit dieser Lehre spricht die Tatsache, daß weder Ähnlichkeit noch Unähnlichkeit der Bewohner verschiedener Gegenden ausschließlich aus klimatischen und physikalischen Verhältnissen zu erklären sind. Sehr nahestehende Tier- und Pflanzenarten treten oft unter höchst verschiedenen Naturbedingungen auf, während unter gleichen oder sehr ähnlichen Verhältnissen des Klimas und der Bodenbeschaffenheit eine ganz heterogene Bevölkerung leben kann. Dagegen steht die Größe der Verschiedenheit mit dem Grade der räumlichen Abgrenzung, mit den Hindernissen, welche freier Wanderung entgegentreten, in engem Zusammenhange. Die Alte und Neue Welt, mit Ausschluß des nördlichsten polaren Gebietes vollkommen getrennt, haben eine zum Teil verschiedene Fauna und Flora, obwohl in beiden rücksichtlich der klimatischen und physikalischen Lebensbedingungen zahlreiche Parallelen bestehen. Vergleichen wir insbesondere die Länderstrecken von Südamerika mit entsprechend gelegenen Gegenden gleichen Klimas von Südafrika und Australien, so treffen wir drei bedeutend abweichende Faunen und Floren. Für Australien ist die reiche Entwicklung der Beuteltiere eigentümlich; das südliche Afrika weist katarrhine Affen, Löwen, Antilopen, Zebras, Giraffen, Perlhühner auf, Südamerika wird durch platyrhine Affen, Nagetiere aus den Familien der Octodontiden, Viscaciiden und Caviiden, die Edentata Xenarthra (Gürteltiere, Faultiere, Ameisenbären), ursprüngliche Beutler (die Didelphyiden) sowie Hokkos faunistisch charakterisiert. Dagegen erscheinen die Tiere in Südamerika unter verschiedenen Breiten und ganz abweichenden klimatischen Bedingungen nahe verwandt. Hier wechseln im Süden und Norden Organismengruppen, die zwar der Art nach verschieden, aber doch den gleichen oder nahe verwandten Gattungen angehören. Die Ebenen der Magellanstraße, sagt Darwin, sind von einem Nandu *(Rhea americana)* bewohnt und im Norden der La Plata-Ebene wohnt eine andere Art derselben

Gattung, doch kein echter Strauß *(Struthio)* oder Emu *(Dromaeus)*, welche in Afrika, bezw. in Neuholland unter gleichen Breiten vorkommen. In denselben La Plata-Ebenen finden sich das Aguti *(Dasyprocta)* und die Viscache *(Lagostomus)*, zwei Nagetiere von der Lebensweise unserer Hasen und Kaninchen und mit ihnen in die gleiche Ordnung gehörig, aber einen rein amerikanischen Organisationstypus bildend. Steigen wir zu dem Hochgebirge der Kordilleren hinan, so treffen wir die Bergviscache *(Lagidium)*; und sehen wir uns am Wasser um, so finden wir zwei andere südamerikanische Typen, den Koypu *(Myopotamus)* und Kapybara *(Hydrochoerus)*.

Nach dem allgemeinen Gepräge ihrer *Land-* und *Süßwasser*bewohner kann man die Erdoberfläche in sechs bis acht Regionen einteilen, die freilich deshalb nur einen relativen Ausdruck für natürliche große Verbreitungsbezirke zu geben imstande sind, weil sich die Tiergruppen gemäß ihrer Geschichte und den Veränderungen der Erdoberfläche verschieden verhalten, demnach die Verbreitungsgebiete unmöglich in gleichem Grade und nach denselben Richtungen differieren. Auch muß es intermediäre Gebiete geben, welche Eigenschaften der benachbarten Regionen mit einzelnen Besonderheiten kombinieren und eventuell als selbständige Regionen in Frage kommen.

Das Verdienst, eine natürliche Aufstellung der großen Verbreitungsgebiete mit engeren Abteilungen begründet zu haben, gebührt Sclater, welcher, auf die Verbreitung der Vögel gestützt, sechs Regionen unterschied, Regionen, durch deren Barrieren so ziemlich auch die Verbreitung der Säugetier- und Reptilienfauna begrenzt wird.

1. Die *paläarktische* Region: Europa, das gemäßigte Asien und Nordafrika bis zum Atlas.

2. Die *nearktische* Region: Grönland und Nordamerika bis Nordmexiko.

3. Die *äthiopische* Region: Afrika südlich vom Atlas, Madagaskar und die Maskarenen, ferner Südarabien.

4. Die *indische* Region: Indien südlich vom Himalaja bis Südchina, Borneo und Java (auch Celebes).

5. Die *australische* Region: Australien, Neuseeland und die Südseeinseln sowie die Molukken.

6. Die *neotropische* Region: Südamerika, die Antillen und Südmexiko.

Huxley hat später darauf hingewiesen, daß die vier ersten Regionen miteinander eine weit größere Ähnlichkeit haben als irgendeine derselben mit der von Australien oder Südamerika, daß ferner Neuseeland durch die Eigentümlichkeiten seiner Fauna berechtigt sei, als selbständige Region neben den beiden letzteren unterschieden zu werden, und daß endlich eine *Circumpolarprovinz*[1]) von gleichem Rang wie die paläarktische und nearktische anerkannt zu werden verdiene.

[1]) Dagegen unterscheidet Andrew Murray in seinem Werke über die geographische Verbreitung der Säugetiere, 1866, nur vier Regionen, die paläarktische, die

Wallace spricht sich gegen die Aufstellung sowohl einer *neuseeländischen* als einer *zirkumpolaren* Region aus und adoptiert aus praktischen Gründen die sechs Sclaterschen Regionen mit dem Zugeständnis, daß dieselben nicht von gleichem Range sind, indem die südamerikanische und australische viel isolierter stehen.

In neuerer Zeit gelangt die verschiedene Wertigkeit der tiergeographischen Regionen in der von Huxley vorgezeichneten Richtung immer mehr zum Ausdruck. So hat Sclater später seine sechs Regionen in drei größere Gebiete *(Arctogaea, Dendrogaea, Antarctogaea)* vereinigt und eine neue *Ornithogaea* (Neuseeland und Polynesien) hinzugefügt und 1890 Blanford drei große Regionen unterschieden: I. Australische Region, II. Südamerikanische Region, III. Arktogäische Region (mit einer Anzahl Subregionen), für welche auch die von Huxley und Sclater herrührenden Bezeichnungen *Notogaea, Neogaea* und *Arctogaea* vorgeschlagen wurden. Dieser Einteilung folgt Lydekker auf Grund der Verbreitung der Säugetiere und unterscheidet folgende drei den großen Entwicklungszentren der Säugetiere entsprechende Reiche mit Regionen:

I. *Notogäisches Reich* (Australische, Polynesische, Hawaiische, Austromalaiische Region).
II. *Neogäisches Reich* (Neotropische Region).
III. *Arktogäisches Reich* (Madagassische, Äthiopische, Orientalische, Holarktische, Sonorische Region).

Zum Schlusse mögen die von Jacobi in der Notogaea unterschiedenen Subregionen: papuanische, polynesische, hawaiische, australische und neuseeländische, noch erwähnt sein.

Die Schranken der unterschiedenen Regionen stellen sich als ausgedehnte Meere, hohe Gebirgsketten oder Sandwüsten von großer Ausdehnung dar und sind selbstverständlich keineswegs für alle Tiere bezw. Pflanzen Barrieren vom Werte absoluter Grenzen, sondern gestatten für diese oder jene Gruppen Übergänge aus dem einen Gebiete in das andere. Die Hindernisse der Aus- und Einwanderung erscheinen zwar hie

---

indo-afrikanische, die australische und die amerikanische Region, während Rütimeyer neben den sechs Sclaterschen Provinzen die *circumpolare* anerkennt und eine *mediterrane* oder Mittelmeerprovinz hinzufügt. Endlich hat J. A. Allen (Bulletin of the Museum of comparative Zoology. Cambridge, Vol. II) in Zusammenhang mit dem „Gesetz der circumpolaren Verteilung des Lebens in Zonen" die Unterscheidung von acht Gebieten vorgeschlagen: 1. Arktisches Reich. 2. Nördlich gemäßigtes Reich. 3. Amerikanisch tropisches Reich. 4. Indo-afrikanisch tropisches Reich. 5. Südamerikanisch tropisches Reich. 6. Afrikanisch gemäßigtes Reich. 7. Antarktisches Reich. 8. Australisches Reich. Heilprin hat die Unterscheidung von sechs Reichen mit drei Übergangsregionen vorgeschlagen: 1. Holarktisches Reich. 2. Neotropisches Reich. 3. Äthiopisches Reich. 4. Orientalisches Reich. 5. Australisches Reich. 6. Polynesisches Reich. Ferner eine *a)* Tyrrhenische oder Mediterrane Übergangsregion, *b)* eine Sonorische oder Amerikanische Übergangsregion und *c)* eine Papuanische oder Austromalaiische Übergangsregion.

und da für die Jetztzeit unübersteiglich, waren aber gewiß in der Vorzeit unter anderen Verhältnissen der Verteilung von Wasser und Land von der Gegenwart verschieden und für manche Lebensformen leichter zu überschreiten. Ja man kann für viele der Schranken mit Sicherheit behaupten, daß dieselben in früheren Zeitperioden nicht existierten, daß Kontinente, die jetzt durch Meere getrennt sind, in unmittelbarem Zusammenhange standen (Nordafrika und Südeuropa; Amerika, Asien und Europa im Norden, Asien und Australien, Südamerika, Südafrika und Australien durch Vermittlung eines antarktischen Kontinents), daß Inseln in früherer Zeit Teile des benachbarten Kontinents waren (England, Färöer, Island, Grönland, Madagaskar, Neuseeland) und Ländergebiete, welche jetzt zu demselben Kontinente gehören, durch das Meer getrennt waren (Nord- und Südamerika).

Für die Ausbreitung der landbewohnenden Säugetiere wird man im allgemeinen bestätigt finden, daß die für bestimmte Territorien charakteristischen Artengruppen den Abstufungen der örtlichen Trennung proportional verschieden sind.

Als Beispiel diene der Gegensatz zwischen den Affen der Alten und Neuen Welt, welcher den systematischen, als Sektion bewerteten Gruppen der Schmalnasen (Katarrhinen) und plattnasigen Affen (Platyrhinen) parallel geht. Unter den ersteren stehen sich wiederum die afrikanischen Stummelaffen *(Colobus)* und die südasiatischen Schlankaffen *(Semnopithecus)* sehr nahe und die einen sind gewissermaßen Repräsentativformen der anderen. Aber auch die einzelnen *Semnopithecus*-Arten sind über lokal getrennte Wohnplätze verbreitet, welche einander viel näher liegen und durch geringere Schranken getrennt sind, indem z. B. die eine Art (Budeng, *S. maurus*) auf Sumatra und Java, die andere, *S. entellus,* auf dem ostindischen Festland, *S. nemaeus,* der Kleideraffe, in Kochinchina verbreitet ist. Von den Anthropomorphen gehören die dolichozephalen Formen mit 13 Rippenpaaren, der Gorilla und Schimpanse, Afrika an, während die brachyzephalen, durch den Besitz von nur 12 oder 11 Rippenpaaren ausgezeichneten Orangs Asiaten sind und wiederum nach ihrem Aufenthalt auf Sumatra und Borneo in Varietäten oder Arten unterschieden werden.

Andererseits zeigen wieder in einer Reihe von Fällen weit voneinander entfernt liegende Länder, wie z. B. Japan und Großbritannien, geringere Unterschiede ihrer Tierwelt, während relativ nahe liegende, wie Afrika und Madagaskar, Australien und Neuseeland, eine höchst abweichende Fauna und Flora besitzen. Eine Erklärung dieser auffallenden Tatsachen gewinnen wir mit Hilfe der territorialen Veränderungen in früheren Perioden der Erdgestaltung.

Auch für die Verbreitung der *Meeres*bewohner wiederholen sich die nämlichen Gesetze. Ein Teil der Barrieren für Landtiere, wie eine große inselreiche See, kann hier die Ausbreitung unterstützen (eine inselarme See bildet aber auch für manche Meerestiere, wie die Litoraltiere, eine Schranke),

während umgekehrt ausgedehnte Gebiete von Festland, welche die Ausbreitung der Landtiere begünstigten, unübersteigliche Schranken darstellen. Rücksichtlich des besonderen Aufenthaltes der Meeresbewohner unterscheidet man 1. *Litoraltiere,*[1]) welche an den Küsten, wenn auch unter ungleichen Verhältnissen, in verschiedener bathymetrischer Ausbreitung bis zu einer Tiefe von etwa 400 *m* am Boden leben. 2. *Planktonische (pelagische)* Seetiere, die unabhängig vom Boden sind und die Wasserschichten der Hochsee bevölkern. 3. *Tiefseetiere (Abyssalfauna),* welche in den großen umnachteten Tiefen, in welche das Sonnenlicht nicht mehr eindringt, entweder schwimmend oder als Grundtiere leben.

Die *Litoraltiere* werden zuweilen mit den Landtieren ihrer Verbreitung nach zusammenfallen, jedoch an entgegengesetzten Küsten ausgedehnter Kontinente sich sehr verschieden verhalten. Beispielsweise differiert die Fischfauna des Indischen Ozeans sehr bedeutend von jener des Atlantik. Ebenso treffen wir in dem östlichen Inselgebiete des Stillen Ozeans eine von der Westküste Südamerikas ganz abweichende marine Tierwelt. Schreiten wir aber von den östlichen Inseln des Stillen Ozeans weiter westlich, bis wir nach Umwanderung einer Halbkugel zu den Küsten Afrikas gelangen, so stehen sich in diesem umfangreichen Gebiete die Faunen nicht mehr scharf gesondert gegenüber. Viele Fischarten reichen vom Stillen bis zum Indischen Ozean, zahlreiche Weichtiere der Südseeinseln gehören auch der Ostküste Afrikas unter fast genau entgegengesetzten Meridianen an. Hier sind aber auch die Schranken der Verbreitung nicht unübersteiglich, indem zahlreiche Inseln und Küsten den wandernden Meeresbewohnern Ruheplätze bieten.

Die geographische Verbreitung der Litoraltiere ist zum Teil abhängig von der Gestaltung der Kontinente, zum Teil von den klimatischen Verhältnissen. Die Regionen, die hier vorläufig unterschieden werden können, sind nach Ortmann mit einer Modifikation folgende: 1. Arktische Region. 2. Indo-pazifische Region. 3. Die Westamerikanische Region. 4. Die Atlantische Region. 5. Die Antarktische Region.

Auch läßt sich für eine Anzahl von Litoraltieren (so einige *Hydroiden, Gephyreen, Polychaeten, Cumaceen, Schizopoden, Mollusken)* eine Verteilung nach klimatischen Zonen erkennen, derart, daß sich in den beiden polaren Faunen gleiche Formen finden, die in den warmen Zwischenzonen fehlen *(Bipolarität der marinen Fauna).*

---

[1]) Edw. Forbes unterschied für den Aufenthalt der Meertiere vier von oben nach unten folgende Schichten oder Zonen: 1. die *litorale* Zone zwischen den Grenzen höchster Flut und tiefster Ebbe, reich an Algen. 2. Die *Laminarienzone* vom tiefsten Stand der Ebbe bis etwa 15 Faden Tiefe, in welcher braune Fucaceen und verschieden gefärbte Florideen verbreitet sind. 3. Die *Korallineenzone* bis zu zirka 50 Faden Tiefe, durch das Vorkommen von Kalkalgen oder Nulliporen charakterisiert. 4. Die tiefste Zone von 50 Faden abwärts bis zu den abyssischen Gründen, wo nach Forbes' irrtümlicher Ansicht das Leben völlig oder doch nahezu erloschen sein sollte.

Die *planktonische (pelagische)* Tierwelt, für deren Repräsentanten große Durchsichtigkeit des Körpers, Schwebeeinrichtungen und Leichtigkeit oder Mangel des Skeletes als eigentümlich hervorzuheben sind, zeigt infolge der ziemlich gleichartigen Bedingungen und des vielfachen Zusammenhanges der ausgedehnten Meeresgebiete (in früheren Perioden während der Trennung von Nord- und Südamerika auch direkt zwischen Atlantischem und Stillem Ozean) in allen Meeren einen mehr gleichartigen Charakter.

Die Regionen, die sich in der Verteilung der pelagischen Tierwelt unterscheiden lassen, entsprechen den *klimatischen Verhältnissen* (vor allem der Temperatur des Meerwassers) und sind folgende (Meisenheimer, Steuer): 1. Die zirkumpolare arktische Region. 2. Nördliche Übergangsgebiete. 3. Die zirkumäquatoriale Warmwasserregion. 4. Das südliche Übergangsgebiet. 5. Die zirkumpolare antarktische Region.

In noch höherem Maße als bei Litoraltieren ist bei der pelagischen Meeresfauna Bipolarität vorhanden. Bipolare pelagische Formen sind: *Limacina helicina, Clione limacina, Calanus finmarchicus, Fritillaria borealis,* einige Medusengattungen.

Wie in der pelagischen Fauna besteht ein mehr gleichartiger Charakter auch in der *Tiefsee*fauna, welche mit den gleichmäßigen überall in der Tiefe der Meere herrschenden Lebensbedingungen, wie der niedrigen Temperatur, hohem Druck, der geringen Bewegung des Wassers und dem Mangel des Lichtes, sowohl im arktischen Meere als im Atlantischen und Stillen Ozean eine große Übereinstimmung aufweist. Es ist daher unmöglich, in der Tiefsee geographische Regionen zu unterscheiden, wenngleich einzelne Tatsachen damit nicht in Einklang stehen (Verbreitung der *Macrurus*-Arten, A. Brauer).

Was die Tiefseefauna betrifft, von der man erst in neuerer Zeit durch die zuerst von England, Nordamerika und Skandinavien, später auch von Frankreich, Österreich und Deutschland ausgegangenen Expeditionen[1]) zur Tiefseeforschung nähere Kenntnis gewonnen hat, so sehen wir, daß anstatt des a priori vermuteten Mangels jeglichen Tierlebens selbst in den bedeutendsten Tiefen zahlreiche Tiere der verschiedensten Gruppen die Bedingungen ihrer Existenz finden. Es sind außer Radiolarien vornehmlich Kieselschwämme *(Hexactinellida),* Actinien und Korallenpolypen, auch einzelne Schirmquallen und Siphonophoren, sodann Echinodermen *(Elpidia, Asthenosoma, Pourtalesia, Brisinga, Archaster, Salenia, Pentacrinus)* und Crustaceen *(Polycheles)* gefunden worden, letztere zum Teil aus niederen Typen, zuweilen in gigantischen und häufig blinden Repräsentanten. Lamellibranchiaten und Gastropoden *(Pleurotomaria)* haben sich wohl im Zusammen-

[1]) Vgl. besonders Wyville Thomson, The depths of the sea. London 1873. Derselbe, The voyage of the Challenger. London 1877. A. Agassiz, Three cruises of the U. S. coast and geodetic survey Steamer Blake. London 1888. E. Perrier, Les explorations sousmarines. Paris 1886. C. Chun, Die pelagische Tierwelt in großen Meerestiefen. Biblioth. zool. 1, Kassel 1888.

hang mit der Kalkarmut der sehr bedeutenden Tiefen nur in vereinzelten Formen gefunden. Das gleiche gilt von den Cephalopoden, von welchen nur wenige Arten *(Chiroteuthis lacertosa)* in Tiefen von 1800 bis 5600 *m* vorzukommen scheinen. Dagegen stellen die Fische nicht nur ein sehr reiches Kontingent unter den Tiefseebewohnern, sondern zeigen auch sehr interessante und oft in höchst wunderlicher Gestaltung hervortretende Anpassungen an die Bedingungen dieses Aufenthaltes *(Sternoptyx, Stomias, Halosaurus, Astronesthes, Ipnops, Melanocetus, Saccopharynx).* Wie bei den Crustaceen sind auch bei den Fischen der Tiefsee die Augen oft abnorm vergrößert oder bedeutend reduziert, auch gibt es einige vollkommen blinde Formen *(Ipnops murrayi).* Bei den sehenden Tiefseefischen, Krebsen, auch Cephalopoden, finden sich häufig Leuchtorgane, welche, in der Nähe der Augen oder an den Seiten des Körpers angeordnet, die Umgebung beleuchten und hiedurch den Gebrauch des Auges ermöglichen. Oft sind die Tastorgane durch die Entwicklung sehr langer Fühler besonders stark ausgebildet.

Da sich im Dunkel kein Chlorophyll entwickeln kann und daher das Pflanzenleben, welches die zur Erhaltung des tierischen Stoffwechsels notwendige organische Substanz erzeugt, schon in relativ geringen Tiefen (von etwa 400 *m*) erlischt, so muß das zur Ernährung und Erhaltung der Tiefseefauna erforderliche organische Material in letzter Instanz von den noch unter dem Einfluß des Lichtes lebenden Organismen geliefert werden. Schon aus diesem Grunde hat jene Ansicht wenig Wahrscheinlichkeit für sich, nach welcher im offenen Meere unterhalb einer Tiefe von 550—600 *m* keine schwimmenden Seetiere mehr zu finden und die am Meeresgrunde lebenden Tiefseebewohner durch azoische Wasserschichten von sehr bedeutender Mächtigkeit von den pelagischen Seetieren getrennt seien. Es sinken vielmehr abgestorbene Organismen allmählich in die Tiefe nieder und werden, wie auch die im Wasser schwebenden Tiere und Pflanzen (Auftrieb oder *Plankton*), von den Strömungen getrieben, schießlich wenigstens zum Teil dem Bodenschlamme als Nahrung für die Tiefseebewohner zugeführt. Aber die so in die Tiefe gelangten abgestorbenen vegetabilischen und tierischen Reste werden gewiß nicht als einziges Nahrungsmittel in Betracht kommen können, um die Entwicklung und Erhaltung der erstaunlich reichen Tiefseefauna zu erklären. In der Tat ist denn auch durch neuere Beobachtungen (C. Chun) gezeigt worden, daß wenigstens im Mittelmeere[1]) bis zu einer Tiefe von zirka 1500 *m* eine reiche und mannigfaltige Tiefseefauna existiert, und wahrscheinlich gemacht worden, daß nicht nur von den seichteren Küsten her, sondern auch in weiterer Entfernung von denselben in vertikaler Richtung eine Einwanderung pelagischer Tiere nach dem Meeresgrunde hin besteht. Ferner ist für zahlreiche pelagische Tierformen ein periodisches Auf-

[1]) Im Mittelmeer liegt die Temperatur des Wassers selbst in den größten Tiefen nicht unter 13° C.

und Absteigen nachgewiesen worden, indem viele an der Oberfläche lebende Tiere mit Beginn des Sommers in die Tiefe wandern, um mit Beginn der kalten Jahreszeit wieder an die Oberfläche emporzusteigen, daß endlich manche von der Oberfläche an bis zu bedeutenden Tiefen herab verbreitet sind.

Schon das Vorhandensein von Augen, wenn auch oft in verschiedenem Grade der Rückbildung bis zum völligen Schwunde, beweist, daß die oberflächlichen, von der Sonne durchlichteten Meereszonen als Mutterboden für die Entstehung und Entwicklung des Tierlebens zu betrachten sind und daß von ihnen aus erst sekundär die Tiefen des Meeres teils von den Küsten her, teils auch auf offener See bevölkert wurden. So dürften Küstenformen der nördlichen Meere den kalten Tiefseeströmungen gefolgt und zu Tiefseeformen geworden sein. Auch mag bei dem überraschenden Reichtum, den das tierische Leben der Tiefe bietet, wiederum zeitweilig von der Tiefe her die Bevölkerung der Oberfläche vermehrt und bereichert werden.

Wie rücksichtlich der Tiefseetiere ist es auch für die planktonische Tierwelt und die Landtiere die *Strandregion, von der aus sich die Tierwelt verbreitet hat.*

Unter den schwieriger zu erklärenden Tatsachen der geographischen Verbreitung nehmen die Fälle von *Kosmopolitismus* eine hervorragende Stellung ein. Der Kosmopolitismus von Tiefseeformen und zahlreicher planktonischer Tiere (so *Heteropoden, Pteropoden*) erklärt sich aus den gleichmäßigen Lebensbedingungen, welche sowohl die Tiefsee als die planktonische Lebensweise bieten und die Verbreitung der Formen in den überall bestehenden Verbindungen der ausgedehnten Meeresgebiete erleichtern. Für eine zweite Reihe von Tieren und Pflanzen, welche auf allen Weltteilen verbreitet sind oder verschiedenen, durch scheinbar unübersteigliche Schranken getrennten Provinzen angehören und an den entferntesten Punkten angetroffen werden, erscheint eine Erklärung möglich mit Hilfe der außerordentlich mannigfaltigen, die Verbreitung leicht beweglicher Formen begünstigenden Transportmittel sowie der klimatischen Veränderungen und der Verschiebungen von Wasser und Land in den vorausgehenden geologischen Perioden.

Das Vorkommen identischer Tier- und Pflanzenarten auf hohen Bergen, welche durch weite Tiefländer gesondert sind, die Übereinstimmung der Bewohner des hohen Nordens mit jenen der Schneeregionen der Alpen und Pyrenäen, die Ähnlichkeit, bezw. Gleichheit von Pflanzenarten in Labrador und auf den weißen Bergen in den Vereinigten Staaten einerseits und den höchsten Bergen Europas andererseits scheint auf den ersten Blick die alte Anschauung zu unterstützen, daß die nämlichen Arten unabhängig voneinander an mehreren Orten (Schöpfungszentra) geschaffen worden seien, während die Deszendenzlehre die Vorstellung in sich einschließt, daß jede Art nur an einer einzigen Stätte entstanden sein kann und daß die Individuen derselben, auch wenn sie noch so weit getrennt leben, von der ursprünglichen Örtlichkeit (Verbreitungszentrum) durch Wanderung sich zerstreut haben müssen. Indessen findet jene Tatsache eine ausreichende Erklärung aus den klimatischen Zuständen einer sehr jungen geologischen Periode (Diluvium), in welcher über Nordamerika und Zentraleuropa ein arktisches Klima herrschte (Eiszeit) und Gletscher von gewaltiger Ausdehnung die Täler der Hochgebirge erfüllten. In dieser Periode wird eine arktische Flora und Fauna Mitteleuropa bis in den Süden der Alpen und Pyrenäen bedeckt haben, die, weil von der gleichen Polarbevölkerung aus eingewandert, in Nordamerika im wesent-

lichen dieselbe gewesen sein mußte (Rentier, Eisfuchs, Vielfraß, Schneehase etc.). Nachdem die Eiszeit ihren Höhepunkt erreicht hatte, zogen sich mit Zunahme der mittleren Temperatur die arktischen Bewohner einerseits nach dem Norden, andererseits auf die Gebirge allmählich immer höher bis auf die Spitzen derselben zurück, während in die tiefer liegenden Regionen eine aus dem Süden kommende Bevölkerung nachrückte. Es erklären sich aber auch infolge der Isolation die Abänderungen, welche die alpinen Bewohner der einzelnen getrennten Gebirgsketten untereinander und von den arktischen Formen auszeichnen, zumal die Beziehungen der alten Alpenarten, welche schon vor der Eiszeit die Gebirge bewohnten und in die Ebene herabrückten, einen Einfluß ausüben mußten. *Daher treffen wir neben vielen identischen Arten einige Varietäten und vikariierende Arten an.* Nun aber bezieht sich die Übereinstimmung auch auf viele subarktische und einige Formen der nördlich-gemäßigten Zone (an den niederen Bergabhängen und in den Ebenen Nordamerikas und Europas), die sich nur unter der Voraussetzung erklärt, daß vor Anfang der Eiszeit auch die Lebewelt der subarktischen und nördlich gemäßigten Zone rund um den Pol herum die gleiche war. Da aber gewichtige Gründe mit Bestimmtheit darauf hinweisen, daß vor der Eiszeit während der jüngeren Pliozänperiode, deren Bewohner der Art nach teilweise mit denen der Jetztzeit übereinstimmten, das Klima weit wärmer als gegenwärtig war, so erscheint es in der Tat nicht unmöglich, daß zu dieser Periode subarktische und nördlich gemäßigte Formen viel höher nach Norden reichten und in dem zusammenhängenden Lande unter dem Polarkreise, welches sich von Westeuropa an bis Ostamerika ausdehnte, zusammentrafen. Wahrscheinlich aber haben sich in der noch wärmeren älteren Pliozänzeit — in der vorhergehenden Miozänzeit herrschte auf Grönland und Spitzbergen, die damals noch zusammenhingen, ein Klima wie etwa zurzeit in Norditalien — eine große Zahl derselben Tier- und Pflanzenarten viel weiter nördlich ausgebreitet und sind dann mit dem Sinken der Wärme allmählich in der Alten und Neuen Welt südwärts gewandert. Auf diese Weise erklärt sich die Verwandtschaft zwischen der jetzigen Tier- und Pflanzenbevölkerung Europas und Nordamerikas, welche so bedeutend ist, daß wir in jeder großen Klasse Formen antreffen, über deren Natur als geographische Rassen oder Arten gestritten wird; ebenso erklärt sich die noch nähere und engere Verwandtschaft der Organismen, welche in der jüngeren Tertiärzeit beide Weltteile bevölkerten. Nun aber sind manche Genera von exquisit altweltlichem Gepräge über den Isthmus von Panama, selbst weit herab nach Südamerika vorgedrungen und daselbst erst kurz vor dem Auftreten des Menschen erloschen, wie die *Mastodon*-Arten der Kordilleren und die südamerikanischen Pferde (während die heute in Amerika lebenden Pferde Nachkommen später von Europa importierter Formen sind). Heutzutage leben dort noch zwei Tapirarten, im Gebiß selbst für Cuviers Auge kaum von den indischen unterscheidbar, zwei Arten von Schweinen, welche den Charakter ihrer Stammform im Milchgebiß noch erkennbar an sich tragen, und eine Anzahl von Hirschen nebst den Lamas, einem in Amerika entstandenen späteren Sprößling der eozänen Stammformen, *„lebende Überreste dieser alten und auf so langem Wege nicht ohne reichliche Verluste an ihren dermaligen Wohnort gelangten Kolonie des Ostens"*, und von Nordamerika. Auch dürfte man kaum bezweifeln, daß die Raubtiere, welche im Diluvium von Südamerika altweltliche Stammverwandtschaft bewahren, auf demselben Wege dahin gelangten. Die Beutelratten liegen bereits in den eozänen Schichten Europas begraben und der eozäne *Caenopithecus* von Egerkingen weist auf die heutigen amerikanischen Affen hin. Bis in die ältere Tertiärzeit läßt sich der geschichtliche Zusammenhang der die Alte Welt und einen großen Teil Amerikas bevölkernden Säugetiere zurückverfolgen, so daß Rütimeyer die älteste tertiäre Fauna Europas als die Mutterlauge einer heutzutage auf dem Tropengürtel beider Welten, allein am entschiedensten in dem massiven Afrika vertretenen echt kontinentalen Tiergesellschaft betrachtet. Dagegen

hat nun freilich dann Marsh das umgekehrte Verhältnis wahrscheinlich zu machen versucht, daß Amerika für die Säugetierfauna gewissermaßen der ältere Weltteil ist, da Nordamerika ein großes Kontinentalgebiet war, zu einer Zeit, als Europa sich in Form einer vielgeteilten Inselgruppe darstellte und auch Asien vielfach zerteilt war. Jedenfalls hat auch umgekehrt von Nordamerika aus eine mehrmalige Einwanderung von Formen nach Europa stattgefunden.

Südamerika besitzt aber eigentümliche Typen von Nagern und die Edentata Xenarthra, welche auf eine frühere Kolonisierung vielleicht von Norden her hinweisen, während die Beuteltiere Südamerikas von australischem Typus von der Notogaea (Australien) über eine antarktische Landverbindung abgeleitet werden. Nach der Miozänzeit fand die Einwanderung arktogäischer Formen von Nordamerika her statt, welche den Boden Südamerikas schon mit den Vertretern dieser älteren Tierwelt reichlich besetzt fanden. Es rückten nun auch Glieder der südamerikanischen Fauna nach Norden empor und „wie wir noch heute die fremdartige Form des Faultieres, des Gürteltieres und des Ameisenfressers in Guatemala und Mexiko mitten in einer Tiergesellschaft antreffen, die guten Teils aus auch noch jetzt in Europa vertretenen Geschlechtern besteht, so finden wir auch schon in der Diluvialzeit riesige Faultiere und Gürteltiere bis weit hinauf nach Norden verbreitet. *Megalonyx jeffersoni* und *Mylodon harlani*, bis nach Kentuky und Missoury vorgeschobene Posten südamerikanischen Ursprunges, sind in dem Lande der Bisonten und Hirsche eine gleich fremdartige Erscheinung, wie die Mastodonten in den Anden von Neu-Granada und Bolivia. *Mischung und Durchdringung zweier vollkommen stammverschiedenen Säugetiergruppen fast auf der ganzen ungeheuren Erstreckung beider Hälften des neuen Kontinentes bildet überhaupt den hervorstechendsten Charakterzug seiner Tierwelt* und es ist bezeichnend, daß jede Gruppe an Reichtum der Vertretung und an Originalität ihrer Erscheinung in gleichem Maße zunimmt, als wir uns ihrem Ausgangspunkte nähern“ (Rütimeyer).

Erwägt man, daß die südliche Wanderung in den vorgeschichtlichen Zeitperioden auch für Meeresbewohner Geltung gehabt hat, so wird das Vorkommen verwandter Arten (vornehmlich von Crustaceen und Fischen) an der Ost- und Westküste des gemäßigteren Teiles von Nordamerika, in dem Mittelländischen und Japanischen Meere verständlich.

Das Auftreten gleicher oder sehr nahestehender Arten in gemäßigten Tiefländern und entsprechenden Gebirgshöhen *entgegengesetzter* Hemisphären erklärt sich aus der durch eine Menge geologischer Tatsachen gestützten Annahme, daß zur Eiszeit, für deren lange Dauer sichere Beweise vorliegen, die Gletscher in höheren Breiten eine sehr große Ausdehnung auf beiden Halbkugeln gewonnen hatten und die Temperatur auf der ganzen Erdoberfläche gesunken war. Aber schon vor der Eiszeit müssen sich viele Tier- und Pflanzenformen über sehr entfernte Punkte der südlichen Halbkugel verbreitet haben; so wird man das Vorkommen ganz verschiedener Arten südlicher Gattungen an entlegenen Punkten, die ähnliche Gestaltung des Pflanzenlebens im Feuerland, Kapland und Neuholland zu begründen vermögen.

Die in der marinen Fauna bei einer Anzahl Litoraltieren und pelagischen Formen konstatierte *Bipolarität* findet eine verschiedene Erklärung. Nach der einen Auffassung (Théel, Pfeffer, J. Murray) handelt es sich in den bipolaren Formen um Relikten einer ehedem gleichartigen Meeresfauna, nach einer anderen um Auswanderer aus dem Warmwassergebiet mit nachfolgendem Erlöschen dieser Formen in letzterem. Auch der Boden der Tiefsee kommt für die Ausbreitung mancher bipolarer Litoraltiere in Betracht.

Gegen die Theorie einer gemeinsamen Abstammung scheint auf den ersten Blick die *Verbreitungsweise der Süßwasserbewohner* zu sprechen. Während wir nämlich

mit Rücksicht auf die Schranken des trockenen Landes erwarten sollten, daß die einzelnen Landseen und Stromgebiete eine besondere und eigentümliche Bevölkerung besäßen, finden wir im Gegenteil eine außerordentliche Verbreitung zahlreicher Süßwasserarten und beobachten, daß verwandte Formen in den Gewässern der gesamten Erdoberfläche vorherrschen. Sogar gleiche Arten können auf weit voneinander entfernten Kontinenten vorkommen, wie nach Günther der Süwasserfisch *Galaxias attenuatus* Tasmanien, Neuseeland, den Falklandsinseln und Südamerika angehört. Die Phyllopodengattungen *Estheria, Limnadia, Apus* und *Branchipus* finden sich in allen Weltteilen vertreten und gleiches gilt von zahlreichen Protozoen, Rädertieren und Süßwassermollusken. In erster Linie dürfte zur Erklärung der großen Verbreitung vieler Süßwasserformen von Bedeutung sein, daß die Süßwasserbewohner, welche nach der allgemein angenommenen und gut begründeten Ansicht ihrem Ursprunge nach auf Meerestiere zurückzuführen sind, zum Teile schon in früher geologischer Ära vom Meere aus in die Flüsse und von da in Landseen eingewandert sind (aktive Wanderung). Sodann wird der Einfluß von Niveauveränderungen sowie die Verschiebung der Wasserscheiden, endlich die Wirkung *außerordentlicher Transportmittel* (passive Wanderung) in Betracht kommen. Zu den letzteren gehören weite Überschwemmungen und Fluten, Wirbelwinde, welche Fische und Pflanzen und deren Keime von einem Flußgebiete in das andere übertragen. Hiermit steht die Tatsache im Einklang, daß auf entgegengesetzten Seiten von Gebirgsketten, welche schon seit früher Zeit die Wasserscheide gebildet haben, verschiedene Fische angetroffen werden. Auch die passive Überführung von Süßwasserschnecken, Eiern, Pflanzensamen durch flugfähige Wasserkäfer und wandernde Sumpfvögel ist für die Verbreitung der Süßwasserbevölkerung von Einfluß gewesen.

Für die Ableitung zahlreicher Süßwasserbewohner von Seetieren, welche langsam und allmählich an das Leben zuerst im Brackwasser und dann im süßen Wasser gewöhnt und später teilweise oder vollständig vom Meere separiert wurden, gibt es zahlreiche Beweise. Nach Valenciennes existiert kaum eine Fischgruppe, welche vollkommen auf das Leben in Flüssen und Landseen beschränkt wäre, in vielen Fällen treten sogar die nächsten Verwandten — und gleiches beobachten wir bei zehnfüßigen Krebsen — im Meere und im süßen Wasser auf, in anderen Fällen leben dieselben Fische sowohl im Meere als in Flüssen (*Pleuronectiden, Salmoniden, Störe* u. a.). Von besonderem Interesse sind eine Reihe ausgezeichneter Beispiele, welche das Schicksal und die Veränderungen von Fischen und Krebsen in allmählich oder plötzlich vom Meere abgesperrten und zu Binnenseen umgestalteten Gewässern beleuchten. Von Lovén wurden diese für die Tiere des Wener- und Wettersees, welche mit denen des Eismeeres eine große Übereinstimmung zeigen, von Malmgren für die des Ladogasees erörtert. Nach letzterem Forscher ist der Alpensaibling *(Salvelinus alpinus)* dem Polarmeere entsprungen und findet sich auch in Skandinavien vertreten. Die italienischen Landseen enthalten eine Anzahl von Fisch- und Crustaceenarten, welche den Charakter von Seetieren des Mittelmeeres, bezw. der Nordsee an sich tragen (*Blennius vulgaris, Atherina lacustris, Potamon fluviatile, Palaemonetes varians, Sphaeroma fossarum* der Pontinischen Sümpfe), so daß der Schluß einer vormaligen Verbindung mit dem Meere und einer späteren Absperrung überaus nahe liegt. Auch in Griechenland, auf der Insel Cypern, in Syrien und Ägypten leben in süßen Wässern vereinzelte Crustaceentypen des Meeres *(Potamon fluviatile, Orchestia bottae [cavimana], Gammarus marinus* var. *veneris)* und in Brasilien finden wir noch eine größere Zahl von marinen Crustaceengattungen als Süßwasserbewohner wieder. Nach Martens finden sich hier Süßwasserkrabben, die Süßwasseranomure *Aeglea laevis,* von Makruren, abgesehen von Astaciden, *Palaemon acanthurus (forceps),* von Asseln *Cymothoa henseli.* Süßwasserseen mit alter und reicher Reliktenfauna sind der Baikalsee und der Tanganjikasee. Eine wahre Meeresfauna besitzt das Kaspische Meer.

Ein der Tiefseefauna vergleichbares isoliertes Faunengebiet in der Landfauna bieten die *Höhlentiere,* welche infolge der besonderen Lebensverhältnisse in den Höhlen (nahezu gleichmäßige Temperatur von 8·7—10° C jahrüber, Lichtmangel) eine Reihe von Eigentümlichkeiten besitzen, wie geringe Größe und Schlankheit des Körpers, Pigmentlosigkeit, häufiges Fehlen der Sehorgane und substitutionelle Vergrößerung der Tast- und Riechorgane, Verlängerung der Extremitäten, bei Insekten Flügellosigkeit; zuweilen keine Periodizität der Fortpflanzung. Dazu kommt die Isolation infolge Abgeschlossenheit als artbildender Faktor, woraus sich das Vorkommen besonderer und stellvertretender Formen in den verschiedenen Höhlengebieten erklärt.

Bekannte Höhlentiere, in besonderer Berücksichtigung des Karstes, sind zahlreiche Käfer wie *Trechus (Anophthalmus), Leptoderus hohenwarti,* der Myriapode *Brachydesmus subterraneus,* von Arachnoideen *Stalita taenaria, Obisium spelaeum,* von Krebsen *Troglocaris schmidti, Niphargus (Gammarus) puteanus, Titanethes albus, Asellus cavaticus,* die Schnecken *Patula hauffeni* und *Zospeum spelaeum,* schließlich der Grottenolm *(Proteus anguineus).* Von nordamerikanischen Höhlentieren seien *Cambarus pellucidus* und ein blinder Fisch *(Amblyopsis spelaea)* genannt.

Die Wasserbewohner der Höhlen in Mitteleuropa erscheinen als Glazialrelikte, desgleichen die Bewohner der kalten Alpengewässer *(Planaria alpina,* Saibling) und der Tiefen der subalpinen Seen *(Ilyocryptus acutifrons,* gewisse *Cytheriden* und Wassermilben), in denen gleichwie in der Tiefsee des Meeres niedrige Temperatur, Lichtmangel, hoher Druck eigentümliche Lebensbedingungen bilden, die sich zum Teil in Pigmentarmut, Blindheit und Mangel von Periodizität der Fortpflanzung der Tiere zeigen.

Eine Reihe von Tatsachen, welche der Theorie gemeinsamer Abstammung Schwierigkeiten bieten, jedoch unter einigen Voraussetzungen mit derselben im besten Einklang stehen, betrifft die *Eigentümlichkeiten der Inselbevölkerung* und ihre Verwandtschaft mit der Bevölkerung der nächstliegenden Festländer. Ihrer Entstehung nach haben wir die Inseln entweder als die höchstgelegenen, aus dem Meere allmählich oder plötzlich emporgetretenen Gipfel unterseeischer Ländergebiete aufzufassen, an deren Entstehung vulkanische Vorgänge oder die Tätigkeit der Korallenpolypen wesentlich beteiligt waren, oder sie sind als Bruchstücke von Kontinenten zu betrachten, welche durch das überflutende Meer getrennt wurden. Für die ersteren (die *ozeanischen* Inseln), welche gewöhnlich in Gruppen zusammengedrängt, von Kontinenten weit entfernt und durch ein tiefes Meer von denselben getrennt liegen, ist der Mangel der Landsäugetiere (ausgenommen Fledermäuse) und das Fehlen der Amphibien, echter Süßwasserfische und Süßwassermuscheln etc. ein durchgreifender und bedeutungsvoller Charakter, während Vögel, einzelne Reptilien, Insekten und Mollusken zu den nächstgelegenen Kontinenten eine nachweisbare Beziehung bieten. Man wird daher schließen können, daß solche Inseln von jenen aus durch normale oder auch außergewöhnliche Transportmittel bevölkert wurden und daß die neuen Kolonisten im Laufe der Zeit abänderten und zu Varietäten oder Arten wurden.

Die Bevölkerung der *kontinentalen Inseln* erklärt sich dagegen aus ihrer früheren Verbindung mit dem Festland, dessen Fauna und Flora sich bruchstückweise erhalten, aber auch je nach dem Alter der Trennung mehr oder minder tiefgreifende Abänderungen erfahren hat. Solche Inseln be-

sitzen in der Regel im Gegensatze zu den ozeanischen eine größere oder geringere Anzahl kontinentaler Säugetiere, während sie mit den ozeanischen Inseln die verhältnismäßig nur geringe Artenzahl der Bewohner gemeinsam haben, unter denen sich stets einzelne, zuweilen zahlreiche endemische Formen finden. Letztere Tatsache erklärt sich ungezwungen, insofern Arten, welche in ein neues mehr oder minder isoliertes Gebiet eintreten oder auf einen bestimmten Bezirk abgeschlossen werden, unter den veränderten Lebensbedingungen Modifikation erfahren werden.

Unter den *ozeanischen Inseln* zeigen beispielsweise die Azoren, welche zirka 900 englische Meilen von Portugal entfernt liegen und vulkanischen Ursprungs sind, in ihrer Vogel-, Insekten- und Landschneckenfauna einen durchaus europäischen Charakter. Mit Ausnahme der Landschnecken und Käfer besitzen sie nur ganz vereinzelte endemische Arten, obwohl Klima und Lebensverhältnisse von den kontinentalen bedeutend differieren. Von Säugetieren finden sich nur eine europäische Fledermaus, das Kaninchen, Wiesel, Ratten und Mäuse, sämtlich importierte Arten. Ähnlich verhalten sich die von Korallen aufgebauten, östlich von Nordkarolina gelegenen Bermudainseln hinsichtlich der Verwandtschaft ihrer Bewohner mit dem benachbarten Kontinente. Ihre Vogelfauna ist wesentlich eine nordamerikanische und hat nicht eine einzige eigentümliche Art aufzuweisen. Ebenso entsprechen die Vögel von Madeira teils europäischen, teils afrikanischen Arten, während wiederum die Landschnecken und Käfer — weil mehr abgeschlossen und vor beständigem neuen Zuzug geschützt — einen ganz spezifischen Charakter tragen. Die westlich von Südamerika gelegenen Galapagosinseln, welche wie die Azoren vulkanischen Ursprungs, aber viel älter sind und ein weit größeres Areal besitzen, sind zufolge spezieller Verhältnisse durch eine sehr eigentümliche Fauna nicht nur der Landschnecken und Insekten, sondern auch der Vögel ausgezeichnet, welche aber südamerikanischen Charakter trägt. Eine noch größere Spezifikation ihrer Bewohner zeigen die im Zentrum des nördlichen Pazifiks völlig isoliert gelegenen Sandwichinseln zum Beweise des bedeutenden Alters dieser Inselgruppe, bezw. der einstmaligen Nachbarschaft eines Kontinentes. Von Landvögeln sind sämtliche Passeres durch spezifische Arten vertreten, ebenso die *Drepanidae,* welche eine diesen Inseln eigentümliche Familie bilden. Die zahlreichen Landschnecken sind lediglich in eigentümlichen Arten vorhanden; eine Anzahl Gattungen derselben gehören der auf die Sandwichinseln beschränkten Familie der *Helicteriden (Achatinelliden)* an. Der Charakter der Fauna — und Gleiches gilt für die ebenso eigentümliche Flora — weist im wesentlichen auf australische und polynesische Typen, indessen auch auf amerikanische Verwandtschaft hin.

Unter den *kontinentalen* Inseln bietet Großbritannien ein charakteristisches Beispiel einer neuen, von dem Festland erst in jüngster Zeit (Diluvium) getrennten großen Kontinentalinsel. Wahrscheinlich hat noch nach Ablauf der jüngsten Eiszeit die letzte Verbindung des Inselgebietes mit dem Kontinente, wenn auch nur von kurzer Dauer, bestanden. Mittels derselben erklärt sich infolge direkten Überwanderns die große Übereinstimmung seiner Bewohner mit denen des Kontinents, aber auch die Armut an eigentümlichen Arten.

Viel bedeutender differieren die Inseln Borneo, Java, Sumatra, Celebes und die Philippinen dann Japan und Formosa in ihrer Fauna untereinander und von dem asiatischen Festland, mit dem sie früher wahrscheinlich zur Miozänzeit im Zusammenhange standen, woraus sich der asiatische Typus ihrer Fauna erklärt. Dagegen ist die Bevölkerung der benachbarten, östlich von Celebes gelegenen Inselgebiete ihrem Ursprung nach auf Australien zurückzuführen. Als losgelöste, vielfach zerrissene Endteile zweier einander naher Kontinente bergen die Inseln des malaiischen Archipels

völlig verschiedene Faunen, deren erste Abgrenzung mit der Trennung der beiden ehemaligen Festländer zusammenfallen muß.

Unter den alten kontinentalen Inseln hat *Madagaskar* eine von dem benachbarten Festlande höchst abweichende, sehr eigentümliche Bevölkerung aufzuweisen. Von Säugetieren sind mehr als die Hälfte Lemuren, während die großen Säugetierarten Afrikas, wie anthropomorphe Affen, Paviane, Löwen, Hyänen, Zebras, Elefanten, Rhinozeros, Antilopen etc., ebenso wie die Tiger, Tapire, Bären, Hirsche und Eichhörnchen Asiens fehlen. Dagegen finden sich hier die *Centetiden,* eine Familie, deren Nächstverwandte, die *Solenodontidae,* auf den Antillen (Kuba und Haiti) vorkommen. Die Karnivoren sind durch die spezifische Gattung *Cryptoprocta* und durch Zibethkatzen, letztere sämtlich eigentümliche Gattungen, vertreten. Die Landvögel Madagaskars sind — bis auf wenige — eigentümliche Arten, viele haben afrikanische, einige indische und malaiische Verwandtschaft. Zur Oligozänzeit war Madagaskar mit dem tropischen Afrika und mit Indien insoweit verbunden, daß die Vorfahren der heutigen madagassischen Säugetierfauna einwandern konnten. In der Pliozänzeit aber, als neue vom nördlichen Kontinent über Syrien und Arabien eindringende Kolonisten (die Vorfahren der heutigen äthiopischen Fauna) in das tropische Afrika einwanderten, war Madagaskar von Afrika bereits getrennt, so daß sich dort fast nur Formen der alten Fauna erhalten haben.

Noch eigentümlicher verhält sich die Fauna *Neuseelands,* welche wegen des Mangels der Säugetiere — bis auf zwei Fledermäuse — zu den ozeanischen Inseln gestellt werden müßte, dagegen geographisch und geologisch durchaus einem kontinentalen Inselgebiet entspricht. Von Vögeln sind in erster Linie eine große Zahl flugunfähiger Formen, unter denselben die *Apteryx*-Arten und die erst in historischer Zeit ausgestorbenen Moas *(Dinornithes)* charakteristisch; dazu kommt eine Reihe von Vogelgattungen, welche auf Neuguinea und den Südseeinseln vorhanden sind. Von Reptilien findet sich außer einer Anzahl durchwegs eigentümlicher Arten das auf das Gebiet von Neuseeland beschränkte altertümliche *Sphenodon.* Die Süßwasserfische, welche mit gemäßigt asiatischen und südamerikanischen Formen verwandt sind, zeigen keine Beziehung zu australischen Formen. Zur Erklärung der merkwürdigen Verhältnisse schließt Wallace auf bedeutende geographische Veränderungen zurück, welche Neuseeland in der Vorzeit erfahren hat, und hält die Annahme für begründet, daß dasselbe in sehr früher Zeit mit Nordaustralien und Neuguinea verbunden war und daß dieses Ländergebiet, von welchem das übrige Australien getrennt war, damals noch keine Säugetiere besaß. Andererseits erscheint in etwas späterer Zeit eine südliche Ausdehnung gegen einen antarktischen Kontinent hin wahrscheinlich, um das Vorhandensein zahlreicher Arten südamerikanischer Süßwasserfische und Pflanzen zu erklären.

Ein Überblick über den Charakter der heutigen Säugetierfaunen zeigt, daß jene Australiens auf die mesozoische Säugerfauna zurückzuführen

ist, die eigentümliche Fauna Madagaskars in der Oligozänfauna Europas, jene der indischen und äthiopischen Region zum Teil in der europäisch-indischen unteren Pliozänfauna ihren Ursprung hat, die Fauna von Europa den Charakter der Diluvialfauna trägt, während die äthiopische und indische Fauna zu einander sich etwa wie zwei auf demselben Gebiete nacheinander folgende, aus einander hervorgegangene Landfaunen der Vorzeit verhalten (Sueß). Die Säugetierfauna von Nordamerika verhält sich wie jene Nordeuropas, jene von Südamerika mit ihren eigentümlichen Formen (Edentaten) dürfte eozänen Ursprung haben.

Rücksichtlich der Anordnung dieser Säugetierfaunen erweisen sich die älteren Faunen in den südlichen Enden der Kontinentalmassen gelegen, während gegen den Nordpol zu jüngere Faunen folgen.

Es führt diese Tatsache, mit welcher auch noch die Verbreitung anderer Tiergruppen (Onychophoren, Lurchfische, Strauße) sowie die Verteilung der größeren Kontinentalmassen an der Nordhemisphäre zusammentrifft, zu der Annahme, daß die meisten Landtiere der heutigen Lebewelt von einer nördlichen Kontinentalmasse aus sich verbreitet haben, vielleicht auf dieser auch der Ursprung der Landtiere zu suchen ist (Wallace, Sueß, Haacke) und daß von da aus die Formen in einer Anzahl von Vorstößen südwärts gewandert sind. Schon früher wurde darauf hingewiesen, daß auch für die Verbreitung mancher litoraler Meeresbewohner eine südliche Wanderung Geltung hat.

Doch ist nicht außer Acht zu lassen, daß sich auch in den Kontinentalmassen der Südhemisphäre Formengruppen entwickelt und süd-nördliche Wanderungen stattgefunden haben.

Der Wert des Selektionsprinzipes zur Erklärung der Transmutationsvorgänge.

Wenn auch die Lehre von der Entstehung der Arten durch Abänderung älterer Arten in den Tatsachen der Morphologie, Paläontologie und geographischen Verbreitung der Organismen als hinreichend gestützt betrachtet werden kann, so erscheinen doch die Mittel und Wege, durch welche die Transmutation selbst bewirkt werden konnte, keineswegs völlig aufgeklärt.[1])

Man hat gegen die *Anwendbarkeit des Prinzipes der natürlichen Zuchtwahl* eine Reihe von Einwürfen erhoben und zunächst gefragt, weshalb die unzähligen Übergänge, welche nach der Selektionstheorie zwischen Varietäten und Arten existiert haben, in der Natur nicht zu finden sind, weshalb nicht, wie man erwarten sollte, anstatt der mehr oder minder wohl

---

[1]) L. Plate, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl. Leipzig 1913.

begrenzten Arten ein buntes Chaos von Formen besteht. Dieser Einwurf läßt sich, wenn man nicht sprungweise erfolgte Abänderung annimmt, damit erklären, daß natürliche Zuchtwahl langsam und *nur dann wirkt, wenn vorteilhafte Abänderungen auftreten,* von den Abänderungen aber stets die divergentesten Glieder für den Kampf ums Dasein den größten Vorteil haben, somit die zahlreichen kleinen Zwischenstufen längst verschwunden sein müssen, wenn im Laufe der Zeit eine als solche erkennbare Varietät zur Entwicklung gelangt ist. *Natürliche Zuchtwahl geht stets mit Vernichtung der Zwischenformen Hand in Hand* und bringt nicht nur gewöhnlich die Stammform, sondern auch die allmählichen Übergänge zum Erlöschen. Für den Kampf ums Dasein in weitgefaßtem Sinne aber liefert uns jeder Blick in das Naturleben mannigfache und ausgiebige Belege. Führt derselbe jedoch auch in Wahrheit zu dem gefolgerten Ergebnis, zu einer Steigerung der zweckmäßigen und dem Organismus nützlichen Abänderungen auf dem Wege der natürlichen Auslese?

1. Der erste bemerkenswerte Einwand bestreitet überhaupt jeden Erfolg der natürlichen Auswahl, insofern im freien Naturleben der die Isolierung der Paare bedingende Faktor hinwegfalle. Nur bei der Auswanderung eines oder mehrerer Paare in fremde, durch schwer zu übersteigende Schranken getrennte Wohngebiete könne von einer Isolierung die Rede sein. Dieser Gesichtspunkt wurde von Moritz Wagner[1]) zur Begründung seiner *Migrationstheorie* verwertet, nach welcher die Auswanderung notwendige Bedingung für den Erfolg der natürlichen Zuchtwahl sei. Da sich die ersten unmerklich kleinen Abänderungen, welche den Anfang zur Entstehung einer Varietät bilden, im Kampfe mit einer *Überzahl* von unveränderten Individuen befänden, mit denen sie zusammenleben und in unbeschränkter Kreuzung verkehren, so würden schon sehr früh die besonderen Eigenschaften wieder verschwinden müssen, bevor sie sich zur Ausbildung einer bestimmt ausgeprägten Varietät hätten steigern können. Nur die Migration in räumlich getrennte, durch schwierig zu übersteigende Schranken gesonderte Gegenden schaffe die zur Varietätenbildung notwendige Isolation und wirke um so sicherer, als in den neuen Bezirken die Nahrungs- und Konkurrenzbedingungen die individuellen Änderungen begünstigen.

Wenn auch die Isolation durch Migration in vielen Fällen zur Bildung neuer Arten beiträgt, so kann dieselbe doch nicht als notwendige Bedingung hiefür betrachtet werden. Für den Erfolg der *künstlichen* Züchtung erscheint allerdings die *Sonderung* der Individuen unumgänglich; indessen ist der einfache Schluß von der künstlichen auf die natürliche Zuchtwahl um so weniger zutreffend, als dort die für die Auswahl maßgebenden Eigenschaften von der Neigung und dem Nutzen des Menschen bestimmt werden und keineswegs den Tieren selbst Vorteil bringen. Wenn aber vorteilhafte Eigen-

---

[1]) Moritz Wagner, Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig 1868.

schaften auch in noch so geringem Grade zur Erscheinung treten, so bieten sie wahrscheinlich schon durch den Nutzen, den sie der Erhaltung der Lebensform gewähren, einen gewissen Ersatz für die bei der unbeschränkten Kreuzung fehlende Isolation. Wahrscheinlich wird eine nur an einem oder wenigen Individuen plötzlich auftretende, wenn auch bedeutende Abänderung im Naturleben in der Regel eine Varietät zu erzeugen nicht imstande sein und muß die *nützliche Variation von vorneherein eine größere Zahl von Individuen betreffen,* wenn sie Aussicht auf Erhaltung durch Zuchtwahl haben soll.

Noch eine andere Betrachtung erweist die Unzulänglichkeit der Wagnerschen Migrationslehre. Da diese nur dem Raume nach getrennte Varietäten und Arten ins Auge faßt, würde sie nicht erklären können, wie neue Varietäten und Arten *in zeitlicher Aufeinanderfolge auf demselben Raumgebiete* aus alten Arten hervorgehen konnten. Wir treffen aber recht oft in den verschiedenen Schichten einer und derselben Ablagerung an der gleichen Örtlichkeit zusammengehörige Varietäten, ja selbst Reihen von Abänderungen an. Gerade ausgedehnte und zusammenhängende Gebiete sind für die Erzeugung von Abänderungen und für die Entstehung von Arten wegen der Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen besonders günstig, wie Darwin erörtert hat. Wenn wir uns auch über die besonderen Vorgänge, welche im einzelnen Falle die auftretende Variation veranlaßt haben, in voller Unkenntnis befinden, so werden wir doch als Ursache der Variation die Wirkung bestimmter, wenn auch nicht bekannter Lebensbedingungen im weitesten Sinne des Wortes anzuerkennen haben. Für die letzteren aber sind von großer Bedeutung die besonderen tellurischen und klimatischen Verhältnisse, welche im Laufe großer Zeiträume nachweisbar einen langsamen, aber mannigfachen Wechsel erfahren und mit demselben auch die Konkurrenzbedingungen der Organismen im Kampfe ums Dasein wesentlich verändert haben. Die nämlichen Ursachen werden aber gleichzeitig und mit ähnlicher Intensität auf zahlreiche Individuen gleicher Art eingewirkt und hindurch den primären Anstoß zu kleinen Variationen gegeben haben. *Erst nachdem durch den primären Anlaß physikalischer Ursachen zahlreiche Lebensformen von der gleichen Variationstendenz ergriffen waren, wirkte die natürliche Züchtung für die Erhaltung und Steigerung bestimmter und nützlicher Modifikationen erfolgreich ein.* Dabei wird für die Artbildung ohne räumliche Trennung auch die sich ausbildende Schwierigkeit der Kreuzung zwischen sich entwickelnden verschiedenartigen Formenreihen (Befruchtungsverhinderung Eimer, physiological selection Romanes) mitwirken.

Indessen ist die Erhaltung einer auch nur in wenigen Individuen oder vereinzelt auftretenden Varietät möglich, ohne daß sie von den viel zahlreicheren Individuen der Stammform durch Kreuzung verdrängt wird. Diese Annahme gründet sich auf das zuerst von Mendel gefundene Vererbungsgesetz, nach welchem bei Kreuzung von Varietäten in gesetzmäßiger Zahl

immer wieder Individuen der neuen Varietät erscheinen. Vorausgesetzt, daß die neue Varietät gegenüber der Stammform eine vorteilhaftere Eigenschaft im Kampfe ums Dasein besitzt und der neue Charakter ein sog. dominanter ist, wird die Individuenzahl der neuen Varietät zunehmen und so sich die neue Varietät erhalten, eventuell die Stammform verdrängen (Plate).

2. Ein anderer von mehreren Seiten erhobener, vornehmlich von Mivart[1]) erörterter Einwand betrifft die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl zur Erklärung der ersten minimalen Anfangsstufen der Abänderungen, da diese dem Organismus unmöglich schon Nutzen gebracht haben. Die Übereinstimmung, welche zahlreiche Tiere in ihrer Färbung mit der Farbe des Aufenthaltsortes zeigen, die Ähnlichkeit vieler Insekten mit Gegenständen der Umgebung, wie z. B. mit Blättern, dürren Zweigen, Blüten, Vogelexkrementen etc., wird mittels der Selektionstheorie in der Tat nur unter der Voraussetzung erklärt werden, daß die in Frage stehende Eigenschaft bereits von vorneherein bei ihrem ersten Auftreten einen ziemlich hohen Grad der Übereinstimmung mit äußeren Naturobjekten dargeboten hat. Wenn wir bei Kulturrassen, deren wildlebende Stammform, wie z. B. das Kaninchen, durch eine bestimmte, offenbar nützliche Färbung sich auszeichnet, eine ganz außerordentliche Variabilität der Farben des Pelzes beobachten, so werden wir wohl zu dem Schlusse berechtigt sein, daß die Färbung des Pelzes auch bei dem wilden Kaninchen oder einer früheren Stammform desselben ursprünglich mehrfach variierte und daß sich dann aber graue Farbentöne, weil sie als Schutzmittel den größten Vorteil brachten, vorzugsweise erhielten und zu der konstanten Färbung führten. Auch werden in gar vielen Fällen schon geringe Abänderungen Schutz und Nutzen gewähren. Gewiß hebt Darwin mit vollem Recht hervor, daß bei Insekten, die von Vögeln und anderen Feinden mit scharf ausgebildetem Sehvermögen verfolgt werden, jede Abstufung der Ähnlichkeit, welche die Gefahr der leichteren Entdeckung verringert, die Erhaltung und Fortpflanzung begünstigt, und bemerkt z. B. rücksichtlich des merkwürdigen *Ceroxylus laceratus*, welcher nach Wallace einem mit Moos überwachsenen Stabe gleicht, daß dieses Insekt wahrscheinlich in den Unregelmäßigkeiten seiner Oberfläche und in der Färbung derselben mehrfach abgeändert habe, bis diese letztere mehr oder weniger grün geworden sei. In ähnlicher Weise sucht Darwin eine Reihe anderer Beispiele, welche von Mivart als Belege angeführt waren, daß die natürliche Züchtung die Anfänge der abgeänderten Charaktere nicht zu erklären vermöge, zu entkräften.

Bei Erklärung solcher Erscheinungen ist aber die einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung (*Orthogenesis* Haacke) in Betracht zu ziehen, die zu einer sich steigernden Vervollkommnung führt und erst auf einer ge-

---

[1]) St. G. Mivart, On the genesis of species. London 1871.

wissen Höhe der Ausbildung durch Selektion gefördert wurde, wie überhaupt jede Variation, die durch Selektion erhalten werden kann, einen bestimmten Grad (*Selektionswert* Romanes) erreicht haben muß.

3. Ein dritter Einwurf, welcher zuerst von Bronn, Broca, sodann Nägeli[1]) und A. Braun[2]) sowie in neuerer Zeit wieder vielfach gegen das Nützlichkeitsprinzip der natural selection vorgebracht wurde, geht von der Tatsache aus, daß viele Charaktere für ihre Besitzer überhaupt keinen Nutzen gewähren und deshalb nicht von der Zuchtwahl beeinflußt sein können. Dagegen ist zunächst mit Darwin hervorzuheben, daß wir über die Bedeutung und den Nutzen vieler Eigenschaften nur unzureichend oder gar nicht unterrichtet sind, daß das, was in der Tat jetzt keinen Vorteil gewährt, doch in früherer Zeit und unter anderen Verhältnissen nützlich gewesen sein kann. Immerhin muß jedoch zugestanden werden, daß manche der Natureinrichtungen, welche nicht auf zweckmäßiger Anpassung beruhen, ohne Beziehung auf irgendwelchen Nutzen durch andere Ursachen bewirkt worden sind. Auch Darwin selbst war nicht der Meinung, daß die natürliche Zuchtwahl für sich allein die Entwicklung und Gestaltung der Organisation zu erklären imstande sei, und wies auf die Korrelation des Wachstums und der Abänderungen verschiedener Organe, somit auf immanente Bildungsgesetze hin. Selbstverständlich wird damit die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl nicht widerlegt. Die Utilitätstheorie behält auch in diesen Fällen ihre Gültigkeit insofern, als ein Charakter eines Organismus zwar indifferent, niemals aber schädlich sein darf.

Mit Bezug auf die vermeintliche Nutzlosigkeit verschiedener Körperteile hat Darwin hervorgehoben, daß selbst bei den höheren und am besten bekannten Tieren viele Gebilde existieren, welche so hoch entwickelt sind, daß niemand an ihrer Bedeutung zweifelt, obwohl dieselbe überhaupt noch gar nicht oder erst nur teilweise ermittelt wurde. Bezüglich der Pflanzen verweist er auf die merkwürdigen Struktureigentümlichkeiten der Orchideenblüten, deren Verschiedenheiten früher für rein morphologische Merkmale gehalten wurden. Durch die Untersuchungen Darwins,[3]) Herm. Müllers, Kerners u. a. ist dann aber der Nachweis geführt worden, daß jene Besonderheiten für die Befruchtung durch Insektenhilfe von der größten Bedeutung sind. Ebenso weiß man jetzt, daß die verschiedene Länge der Staubfäden und Pistille sowie deren Anordnung bei dimorphen und trimorphen Pflanzen von wesentlichem Nutzen sind. Daß im allgemeinen Gestalt und Farbe der Blumen nicht ausschließlich morphologische Bedeutung besitzen, sondern die mannigfaltigsten Beziehungen zum Insekten-

---

[1]) C. Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München 1865.

[2]) A. Braun, Über die Bedeutung der Entwicklung in der Naturgeschichte. Berlin 1872.

[3]) Ch. Darwin, Über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insekten etc., übers. von Bronn. Stuttgart 1862.

leben haben, wurde im Anschluß an C. Sprengel eingehend von Herm. Müller[1]) erörtert.

Auch ist es verfehlt, wenn Nägeli als Konsequenz der Darwinschen Lehre die Annahme ableitet, daß indifferente Merkmale variabel, die nützlichen dagegen konstant sein müßten. Gerade die indifferenten Charaktere werden nahezu oder absolut konstant sein, wie dies für diejenigen Merkmale zutrifft, welche die höheren systematischen Kategorien bestimmen. Andererseits brauchen nützliche Eigenschaften durchaus nicht bereits die äußerste Grenze des Nutzens, den sie dem Organismus gewähren, erreicht zu haben. Wenn Nägeli hervorhebt, daß bei einer Pflanze, die gegenüberstehende Blätter und vierzählige Blütenkreise hat, es eher gelingen würde, alle möglichen die Funktion betreffenden Abänderungen an den Blättern als eine spiralige Anordnung derselben hervorzubringen, so werden wir diese Tatsachen verständlich finden. Indessen wäre es voreilig, für diese sog. „morphologischen Charaktere", welche uns jetzt nutzlos und daher im Kampfe ums Dasein gleichgültig zu sein scheinen, eine absolute Wertlosigkeit auch für die Zeiten ihres Auftretens zu behaupten, andererseits würden wir im allgemeinen zu bedeutende Anforderungen an die Größe und Gewalt der Variabilität stellen, wenn wir von derselben Abänderungen tief befestigter und durch Vererbung zahlloser Generationen konstant gewordener Merkmale, welche die Ordnung, Klasse oder gar den Typus bestimmen, erwarten wollten.

4. Von Nägeli ist ein bemerkenswerter Einwurf gemacht worden, welcher die Unzulänglichkeit der natural selection als *ausschließliches* Erklärungsprinzip darzutun geeignet erscheint. Im Anfange konnte es nur wenige Arten einfacher Organismen geben. Bei der Beschränktheit der Konkurrenz, bei der Gleichmäßigkeit der äußeren Bedingungen auf der ganzen Erdoberfläche fehlte es an Hebeln, welche die Entstehung nützlicher Abänderungen veranlassen mußten. Die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl setzt eine bereits vorhandene Mannigfaltigkeit im Bau und in der Lebensweise der Organismen voraus, wie sie die ausschließliche Existenz von wenigen und sehr einfach gestalteten Arten, wenn auch unendlich zahlreicher Lebewesen unter gleichförmigen äußeren Naturbedingungen nicht zu bieten vermag.

Aus diesen Gründen ist die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl und der auf dieselbe gegründeten Nützlichkeitstheorie als *ausschließliches Erklärungsprinzip* um so weniger zu bestreiten, als es nicht denkbar erscheint, daß die ganze komplizierte Organisation der höchsten Pflanze und des höchsten Tieres bloß durch nützliche Anpassung sich nach und nach aus niederen und einfach gebauten Formen herausgebildet habe. Es erscheint kaum möglich, ausschließlich mit Hilfe der Selektion *die Not-*

---

[1]) H. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.

wendigkeit der bestimmten, in den zahllosen mannigfaltigen Abstufungen der Organisation und Besonderheiten des Systems ausgesprochenen Richtung des großen Entwicklungsgesetzes zu verstehen. Daher erscheinen die verschiedenen Versuche begreiflich, durch ein anderes Erklärungsprinzip die offenbar vorhandene große Lücke auszufüllen.

Nägelis mechanisch-physiologische Theorie der Abstammung.

Unter den verschiedenen anderen Erklärungsversuchen steht obenan die von Nägeli aufgestellte *„Vervollkommnungstheorie“*,[1]) welche die Annahme fordert, daß die individuellen Veränderungen nicht unbestimmt, nicht nach allen Seiten gleichmäßig, sondern vorzugsweise und „mit bestimmter Orientierung“ nach einer zusammengesetzteren vollkommeneren Organisation zielen, daß der Abänderungsprozeß wie nach einem bestimmten Entwicklungsplane durch eine dem Organismus immanente Tendenz der Vervollkommnung geleitet werde. Neben dem bei Darwin wirksamen Nützlichkeitsprinzipe, welches nach Nägeli die Ausbildung der physiologischen Eigentümlichkeiten beeinflusse, hat das „Vervollkommnungsprinzip“ vorzugsweise auf die Umgestaltung der morphologischen Eigentümlichkeiten Einfluß.

Es erscheint das Vervollkommnungsprinzip Nägelis als eine Übertragung des von Blumenbach aufgestellten Bildungstriebes oder nisus formativus von der individuellen Entwicklungsgeschichte auf die Phylogenie. Gleiches gilt von dem Prinzipe der „bestimmt gerichteten Variation“ oder der Entwicklung aus „inneren Ursachen“, wie wir sie in den Schriften von Askenasy und A. Braun ausgesprochen finden.

Auch in seinem späteren Werke[2]) hält Nägeli an dem Vervollkommnungsprinzipe fest und versucht, die Erscheinungen des Organischen auf molekular-physiologisches Gebiet zurückzuführen. Nägeli nimmt im Plasma aller Organismen ein besonderes Anlageplasma *(Idioplasma)* an, welches alle Eigenschaften potenziell enthält und dem gegenüber das übrige Plasma als Ernährungsplasma unterschieden wird. Dabei geht Nägeli von der Betrachtung der Eizellen verschiedener Tiere sowie von der Tatsache aus, daß in jedem Ei potenziell die Spezies vollständig (z. B. im Hühnerei ebenso wie im fertigen Huhn) enthalten sei.

Im Idioplasma ist jede wahrnehmbare Eigenschaft eines Organismus als Anlage vorhanden; es gibt daher ebensoviele Arten von Idioplasma, als es Kombinationen von Eigenschaften gibt. Daraus folgt weiter, daß jedes Individuum aus einem etwas anders gearteten Idioplasma hervorgegangen ist. Das Idioplasma wird weiter zusammengesetzt gedacht aus kleinsten Teilchen (Micellen), welche eine bestimmte Anordnung besitzen, die sich

---

[1]) Nägeli, a. a. O.

[2]) C. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.

entsprechend der höheren Stufe der Organisation kompliziert. Nur dann, wenn eine Komplikation oder Veränderung in der Anordnung der Micelle eintritt — hervorgegangen entweder aus der Natur der Micelle oder hervorgerufen durch eine äußere Ursache — kommt dieselbe als Variation in der Erscheinung des Organismus zum Ausdruck. Somit besteht nach Nägeli „die phylogenetische Entwicklung lediglich in der kontinuierlichen Fortbildung des Idioplasmas und der ganze Stammbaum von dem primordialen Plasmatropfen bis zu dem jetzt lebenden Organismus (Pflanze oder Tier) ist eigentlich nichts anderes als ein aus Idioplasma bestehendes Individuum, welches in jeder Ontogenie einen neuen, seinem Fortschritt entsprechenden individuellen Leib bildet".

Nach Nägelis Ansicht hat die Abänderung bei den Organismen einen bestimmten Charakter und in den verschiedenen Individuen eine gewisse Übereinstimmung. Dem Darwinschen Selektionsprinzipe räumt Nägeli lediglich einen beschränkten Einfluß auf schärfere Abgrenzung der Sippen durch Verdrängung der Zwischenformen in beiden Reichen ein. Nach seiner Ansicht liegen somit in der Vervollkommnung (Progression) und Anpassung die mechanischen Momente für die Bildung des Formenreichtums.

In der von Nägeli aufgestellten Hypothese sehen wir wie schon bei Lamarck innere, in der organischen Materie gelegene Bedingungen und äußere, durch die Lebensbedingungen gegebene Faktoren gegenübergestellt und den Versuch, die Tatsachen in einem einfacheren Bilde vorzustellen. Wenngleich dieses Bild ein rein hypothetisches ist, so tritt in demselben der richtige Gedanke hervor, daß jede erbliche Veränderung eines Organismus in den Eigenschaften des Keimes, bezw. durch die den Keim treffenden Veränderungen verursacht sei. Auch erscheint die Ansicht zutreffend, daß die Variabilität der Organismen gemäß ihrer besonderen Natur eine beschränkte ist, und es läßt sich daraus weiter ableiten, wie bei gleichen Ursachen gleichartige Variationen innerhalb eines Artkreises auftreten werden — was für die Entstehung neuer Spezies von großem Belang erscheint, da zunächst eine bei zahlreichen Individuen einer Art auftretende Variation Aussichten haben wird, sich zu erhalten.

Weismanns[1]) Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas und den Variationen des Keimplasmas als Ursache der Variabilität.

Die Überzeugung, daß die Grundbedingungen der Transmutation im Innern des Organismus und in der Molekularstruktur des Plasmas zu

[1]) A. Weismann, Über die Vererbung. Jena 1883. Über die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena 1886. Zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biolog. Zentralbl. 1886. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Leipzig 1892. Über Germinalselektion. Jena 1896.

suchen sind, hat noch zur Aufstellung einer anderen bemerkenswerten, von Weismann aufgestellten Lehre Anlaß gegeben, welche zwar zu Nägelis Theorie mehrfache Berührungspunkte bietet, indessen in sehr wesentlichen Momenten und namentlich darin von derselben abweicht, daß sie die umfassende Wirkung der Zuchtwahl ungeschmälert aufrecht erhält. Dagegen leugnet Weismann, und hierin weicht er wesentlich von Darwin ab, die Vererbung der *erworbenen* Eigenschaften. Mit dieser Negation aber trat die Forderung heran, die Variabilität lediglich aus inneren Ursachen, alle Abänderungen aus *primären Keimesabänderungen* abzuleiten. Zu dieser Ansicht wurde Weismann durch die beiden Theorien über die „Kontinuität des Keimplasmas" und die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung geführt.

Schon vorher hatten hervorragende Physiologen die Meinung ausgesprochen, daß die Vererbung der im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommen eine unbewiesene Voraussetzung sei. Die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit, die Übertragung solcher im Leben des Individuums durch äußere Einflüsse veranlaßten Veränderungen auf das Keimplasma der Sexualorgane mechanisch zu erklären (welche auch nicht von Darwin durch seine provisorische Hypothese der „Pangenesis" behoben werden konnte), war für viele Grund genug, die Vererbung der erworbenen Eigenschaften in Abrede zu stellen. Fällt aber diese Hypothese hinweg, so hat nicht nur die direkte Anpassung im Sinne Lamarcks jegliche Bedeutung verloren, sondern auch die Wirkung der Selektion bleibt nur noch unter der Voraussetzung verwertbar, *als es die schon im Keimplasma potentia enthaltenen nützlichen Abänderungen sind,* welche die Züchtung verwendet. Die Selektion verrichtet somit, wie Weismann ausführt, nicht mit den Qualitäten des fertigen Organismus, sondern „mit den in der Keimzelle verborgenen Anlagen nützlicher Eigenschaften" ihre Arbeit. Alsdann kommen alle Besonderheiten, welche das Individuum, sei es durch verstärkten oder verminderten Gebrauch, sei es mehr passiv durch die Wirkung der äußeren Verhältnisse im Laufe seines Lebens erlangt hat, für das Leben der Art nicht weiter in Betracht. Nur das, was der Anlage nach schon in der Keimsubstanz gegeben war, wird sich auf die Nachkommen übertragen und eine dauernde Veränderung der folgenden Generationen zu bewirken vermögen. Die natürliche Zuchtwahl kann nur insoweit auf einen Erfolg rechnen, als die verschieden vorteilhaft ausgerüsteten Individuen in ihren Sexualzellen die Anlagen gleich vorteilhafter Nachkommen enthalten, deren Vererbung unter der Voraussetzung verständlich ist, daß das Substrat des Keimplasmas in der gesamten Kette der aufeinanderfolgenden Generationen in Kontinuität bleibt. Die *Kontinuität des Keimplasmas* ist demnach die notwendige Voraussetzung zu Weismanns Lehre, und zwar in dem Sinne, daß ein Teil des Keimplasmas, welches in der elterlichen Eizelle enthalten ist, beim Aufbau des Tochterindividuums nicht verbraucht wird, sondern zur Bildung der Keimzellen des letzteren unver-

ändert in Reserve bleibt und sich durch Wachstum zu der Keimzellengeneration des Nachkommen ausbildet. Ähnlich wie nach Nägeli würde man sich nach Weismanns Vergleich das Leben des Keimplasmas unter dem Bilde einer lang dahinkriechenden Wurzel vorstellen können, von welcher sich von Strecke zu Strecke einzelne Pflänzchen erheben, die Individuen der aufeinanderfolgenden Generationen, welche selbst nur nebensächliches Beiwerk darstellen.

Weismanns Keimplasma entspricht im allgemeinen dem Idioplasma Nägelis. Während sich jedoch Nägeli das Idioplasma netzförmig durch den ganzen Körper eines Organismus verbreitet denkt, findet sich Weismanns Keimplasma nur in den Keimzellen und ließe sich somit als Idioplasma der Keimzellen bezeichnen. Träger dieses Keimplasmas ist nach Weismann in Übereinstimmung mit O. Hertwig, Strasburger und Kölliker der Zellkern (und zwar das Chromatin desselben). Das Keimplasma denkt sich Weismann aus Ahnenplasmen oder „Iden", jedes Id wieder aus „Determinanten", deren jede die Anlage einer selbständig variablen Zelle oder Zellengruppe ist, zusammengesetzt.

Es bleibt aber noch die Hauptfrage zu beantworten, durch welche Ursachen die Variabilität in die Molekularstruktur des Keimplasmas hineinkommt, wenn infolge äußerer Einflüsse erworbene Veränderungen des Individuums nicht vererbbar sind, und wie durch das Wirken derselben die bestimmte und geordnete Aufeinanderfolge von Variationen ermöglicht wird, welche die Entwicklung der Abstufungen vom Niederen zum Höheren zu erklären vermag.

Die Frage nach den Ursachen der Variabilität erklärt Weismann 1. aus der Entstehung der Variabilität bei den ersten Organismen infolge äußerer Einwirkungen; 2. (wie auch A. Kerner) aus der Vermischung oder *Amphimixis*, „welche in ihren beiden Formen der Konjugation der Einzelligen und der geschlechtlichen Fortpflanzung der Vielzelligen die Bedeutung einer Variationsquelle" hat und „eine unerschöpfliche Fülle immer neuer Kombinationen individueller Variationen" liefert.

Bei den ersten Organismen (noch ohne Scheidung von Zellplasma und Kern) veranlaßten zunächst die äußeren Einwirkungen individuelle Variation und riefen Abänderungen hervor, welche sich, obgleich vom Individuum erworben, vererbten, da bei der Vermehrung durch Teilung Tochter- sowie Mutterorganismen als Teile desselben Individuums erscheinen, somit in unmittelbarer Kontinuität stehen. Die sich anschließenden Verhältnisse der Einzelligen ähneln bereits jenen der Vielzelligen darin, daß jede Variation vom Keimplasma (das im Kern zu suchen ist) ausgehen muß, nur daß es sich hier bloß um die Eigenschaften *einer* Zelle handelt. Dazu tritt aber noch die zeitweise eintretende Kopulation, bei welcher die Keimplasmen verschiedener Individuen sich mischen.

Die Keimesabänderungen der vielzelligen Organismen leiten sich von den Lebens- und Fortpflanzungsvorgängen der Einzelligen ab. Denn die vielzelligen Tiere und Pflanzen sind aus den Einzelligen, und zwar auf die Weise entstanden, daß die durch Teilung auseinander hervorgegangenen einzelligen Individuen zum Vorteil ihrer Erhaltung im gemeinsamen Verbande verharrten, zuerst als kleine Kolonien von gleichartigen Zellen, welche sämtlich noch als gleichwertige Elemente der Gesamtheit die Funktionen der Ernährung und Fortpflanzung in gleicher Weise besorgten; später aber differenzierten sich die Zellen der Kolonie nach zwei Richtungen, indem die einen die Ernährung im weitesten Sinne sowie die Ortsbewegung übernahmen, zu sog. Körperzellen wurden, die anderen als Keimzellen lediglich der Fortpflanzung dienten. Diese nützliche Modifikation mußte aber in einer Keimesänderung ihre Ursache haben und durch eine Veränderung der Molekularstruktur des Keimplasmas vorbereitet sein. „Wenn," sagt Weismann, „nun die Kolonie aus irgendeinem ‚äußeren Grunde' besser gediehe, wenn die in ihrer Keimzelle *potentia* gegebenen Molekülarten sich bei der Entwicklung der Kolonie nicht wie bisher gleichmäßig auf alle Teilhälften verteilten, sondern ungleich, so würde dies auf Grund der stets vorhandenen Variabilität geschehen können und das Resultat würde sein, daß die Zellen der fertigen Kolonie ungleich ausfielen." In dem einmal eingeleiteten Differenzierungsprozeß des vielzelligen Organismus tritt aber noch die geschlechtliche Fortpflanzung durch Kopulation der Keimzellen hinzu. Die sexuelle Fortpflanzung ist es nach Weismann, welche die von den Einzelligen ererbte individuelle Variabilität erhält und steigert und durch Vermischung verschiedener Vererbungstendenzen das Material an individuellen Unterschieden schafft, mittels dessen die Selektion neue Arten hervorbringt.

Nach der Lehre Weismanns gehen somit alle vererbbaren Abänderungen des Körpers von primären Veränderungen der Keimesanlagen aus und nur die Amphimixis vermag „den Selektionsprozessen stets so mannigfaltige Kombinationen aller Charaktere darzubieten, daß die richtige Auswahl getroffen werden konnte".

Tatsächlich aber ist der Sachverhalt, soweit wir durch Beobachtung und Erfahrung unterrichtet sind, der umgekehrte. Die Individuen sind die realen Objekte des Naturlebens, an welchen und durch welche sich alle organischen Erscheinungen abspielen. Sie sind auch die Träger des Keimplasmas, welches lediglich als kleiner Teil des ganzen Organismus und in Abhängigkeit von dem Leben desselben gedacht werden muß. Alles, was auf diesen gestaltend und verändernd einwirkt, muß auch einen Einfluß auf dasjenige Organ ausüben, welches das assimilierende und wachsende Material des Keimplasmas birgt. Daß dem so ist, konnte auch Weismann nicht entgehen und wurde auch von ihm mit in Rechnung gebracht, indem Weismann zugibt, daß die Molekularstruktur des Keimplasmas auch durch sehr lange fortwirkende Einflüsse derselben Art, wie Klima, Er-

nährungsmodus usw., welche die Keimzellen so gut wie jeden anderen Teil des Organismus treffen können, Veränderungen erfahren wird, wie überhaupt jede Variation in ihrer letzten Wurzel auf der Einwirkung äußerer Einflüsse beruhe.

Roux' Prinzip der funktionellen Selbstgestaltung des Zweckmäßigen.

Offenbar bildet die Schwierigkeit, für die Rückwirkung der während des individuellen Lebens erworbenen Veränderungen der Organe auf die Substanz des Keimplasmas eine physiologische Vorstellung zu gewinnen, den vornehmlichsten Angriffspunkt auf die Theorien Lamarcks und Darwins und man wird auch zugeben müssen, daß die Vererbung des Erworbenen durch keinen der so häufig zum Beweise angeführten Fälle vererbter Krankheiten oder Verstümmelungen sichergestellt werden konnte.

Sollte zur Zeit aber auch keine Tatsache vorliegen, welche den unangreifbaren Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften liefert, so würde an deren Stelle das Gewicht einer Reihe von Erscheinungen treten, für welche ohne diese Annahme die Möglichkeit einer Erklärung entfällt. Für die *funktionelle Anpassung,* wie Roux die durch den Gebrauch und Nichtgebrauch hervorgerufenen Wirkungen im Organismus treffend nennt, sind wir durch die Betrachtungen dieses Forschers über den Kampf der Teile im Organismus auf die Notwendigkeit verwiesen worden, die Frage in bejahendem Sinne zu beantworten. „Es müßte überall bei der weiteren Entwicklung der Organe dasjenige, was die funktionelle Anpassung in tausend Teilen des Organismus gleichzeitig Zweckmäßiges geschaffen hätte, dann erst durch Tausende von Generationen dauernde zufällige Variationen und Auslese immer wieder von neuem, aber in vererbbarer Form, erworben worden sein und erworben werden, wenn die Wirkung der funktionellen Anpassung absolut nicht vererblich wäre. Übertragen sich dagegen ihre Bildungen, sobald sie mehrere Generationen hindurch erworben und erhalten worden sind, auf die Nachkommen, so findet damit eine große Zahl der Zweckmäßigkeiten des tierischen Organismus ihre Erklärung, sofern nur die funktionelle Anpassung selber erklärt ist.“

Die inneren Zweckmäßigkeiten des Organismus, die Wechselbeziehungen und Korrelationen, welche in Form und Funktion zwischen den verschiedenen Organen des Individuums bestehen, sind ihrer Ursache nach aus der Auslese der Individuen nicht ableitbar. Schon Aristoteles war mit der Tatsache bekannt, daß die Organe nicht nur ihrer Leistung entsprechend zweckmäßig gestaltet sind, sondern daß sie auch ihre Arbeit gegenüber den wechselnden Verhältnissen der Außenwelt zweckmäßig regulieren, und nahm deshalb eine psychische Kraft an, welche als vegetative Seele (τὸ θρεπτικόν) die Entwicklung und Ernährung aller Teile im Organismus leite. Die moderne Physiologie hat den Nachweis zu geben versucht, daß diese innere Zweckmäßigkeit auf *teleologischer Mechanik* beruht, die sich

entwickeln konnte, *sofern die erste lebendige Materie die Fähigkeit besaß, in zweckmäßiger Weise auf ihre Umgebung zu reagieren.*[1]) In jüngster Zeit hat besonders Wilhelm Roux[2]) diesen Gegenstand schärfer verfolgt und das *Prinzip der funktionellen Selbstgestaltung des Zweckmäßigen* begründet, nach welchem verstärkter Gebrauch jedes Organ nicht nur vergrößert und die spezifische Leistungsfähigkeit desselben erhöht, sondern auch durch die trophische Wirkung funktioneller Reize in seiner Struktur zweckmäßig gestaltet.

Die große Zahl zweckmäßiger Anpassungen, wie z. B. in der feineren Architektur des Knochens, dessen Stützbälkchen in der Richtung des stärksten Druckes und Zuges verlaufen und mit dem Minimum von Material die höchste Stützkraft erreichen, und ebenso in der inneren Struktur der aktiv tätigen Organe, wie Muskeln, Drüsen etc., können nicht aus vereinzelten Abänderungen durch die Auslese gezüchtet sein, weisen vielmehr *„auf das Vorhandensein von Qualitäten im Organismus hin, welche auf die Einwirkung funktioneller Reize das Zweckmäßige in höchster denkbarer Vollkommenheit direkt hervorzubringen, direkt auszugestalten vermögen"*. Der Zuchtwahl gegenüber, welche nur wenige zweckmäßige Eigenschaften auf einmal ausbilden kann, wird die funktionelle Anpassung tausende von zweckmäßigen Anpassungen bei veränderten äußeren Lebensbedingungen gleichzeitig hervorbringen. Aber auch darin kommt durch Roux' lichtvolle Darlegung Lamarcks Prinzip der direkten Anpassung im Vereine mit der Selektion zur vollen Geltung, daß die Vererbung der funktionellen Anpassungen als auf die Nachkommen übertragene Disposition, wenn nicht positiv bewiesen, so doch in hohem Grade wahrscheinlich gemacht wird.

Als Beispiel zum Beweise dessen beruft sich Roux auf den Übergang der Wasserbewohner zum Land- oder Luftleben als eine wesentliche Phase in der Entwicklungsgeschichte des Tierreiches. Von derselben können wir mit Bestimmtheit behaupten, daß die Vervollkommnung „keine sukzessive in den einzelnen Teilen war, sondern in fast allen Organen des Körpers eine gleichzeitige gewesen sein muß, weil günstige Variationen bloß einzelner Teile auf einmal das Überschreiten dieser Periode nicht ermöglicht hätten". Zu dieser Zeit mußte also die gleichzeitige Ausbildung von tausend zweckmäßigen Einzelheiten stattfinden, was die Auslese, die nur wenige Eigenschaften auf einmal züchten kann, unmöglich hätte leisten können.

Die Ursache für dieses Prinzip der zweckmäßigen Selbstgestaltung erblickt Roux in dem Wirken der Selektion innerhalb des Organismus selbst, welche im Kampfe der Teile diese nützlichen Qualitäten züchtet. Bekannt-

---

[1]) E. F. W. Pflüger, Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Bonn 1877.

[2]) Wilh. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

lich besteht jeder Organismus aus einer Vielheit von Teilen, aus einer Genossenschaft von Elementen, die Metazoen und Metaphyten aus Zellen und Zellengruppen, welche während der Lebensvorgänge insofern einem Wechsel unterworfen sind, als Elemente beständig austreten und durch andere neugebildete ersetzt werden. Während des Aufbaues eines Organismus in der embryonalen Entwicklung, welche bloß im großen und ganzen durch die Vererbung normiert ist, im einzelnen aber erst durch die Verhältnisse bestimmt wird, gehen die Elemente selbst erst auseinander hervor, die einen Zellen entstehen aus den anderen, neue aus bereits vorhandenen. Es besteht auch keine absolute Gleichheit unter den zusammenwirkenden Teilen jeder Gruppe, sondern es wiederholt sich auch hier die Erscheinung der Variabilität, aus welcher ein heftiger Kampf der Teile entspringen muß. Es werden solche Teile, welche in diesem Kampfe in bezug auf Ernährung und Produktivität im Nachteil sind, früher zugrunde gehen als andere, welche als die funktionell am meisten in Anspruch genommenen und daher am meisten begünstigten jene überdauern.

So besteht zunächst ein Kampf zwischen den Molekülen und ein solcher zwischen den Zellen, durch welchen Qualitäten gezüchtet werden, welche die Erscheinungen der funktionellen Anpassung hervorzubringen vermögen und dem Organismus im Kampfe ums Dasein nützlich sind. Es besteht aber auch ein Kampf zwischen den Geweben und ein solcher zwischen den Organen untereinander, „welcher sowohl zur möglichsten Ausnützung des Raumes, als zur Ausbildung eines der physiologischen Bedeutung der Teile für das Ganze entsprechenden morphologischen Gleichgewichtes führen mußte“. Während somit der Kampf der Teile die innere Zweckmäßigkeit der Organismen und die größte Leistungsfähigkeit ihrer funktionell angepaßten Organe bedingt, reguliert der Kampf der Organismen ums Dasein die Zweckmäßigkeit in den Beziehungen derselben zu einander und zur Außenwelt.

Hiemit erscheint die Wirkung der Selektion auch für die aus direkter Anpassung entspringende Zweckmäßigkeit zur Erklärung der Bildungsgesetze verwertet.

Aus der funktionellen Anpassung ist auch der *Funktionswechsel*, auf welchen Dohrn als umgestaltendes Prinzip hingewiesen hat, verständlich. Der Funktionswechsel besteht darin, daß die Gesamtfunktion eines Organes eine andere wird; als Folge davon erscheint die Veränderung der Form des Organes. Desgleichen ist die *„Substitution der Organe“* (Kleinenberg), d. h. die Vertretung eines außer Funktion getretenen Organes durch eine neue gleichfunktionierende Bildung aus funktioneller Anpassung zu erklären.

Die dem Lamarckismus entsprechende Ansicht, daß die Vererbung somatogener Variationen (d. h. solcher, welche während der späteren Entwicklungsstadien *nach* Bildung der Keimzellen erworben wurden) eine grundlegende Eigenschaft aller Organismen ist, daher funktionelle soma-

togene Variationen langsam phylogene (d. h. erbliche) werden, vertreten in neuerer Zeit eine Reihe von Forschern, wie Hyatt, Cope,[1]) Osborn, Eimer,[2]) Spencer, Haeckel u. a.

Sprungweise Entstehung der Arten. Mutationstheorie.

Einige Forscher haben die Entstehung neuer, höher differenzierter Formen aus bereits vorhandenen tieferstehenden Arten durch die Annahme einer sprungweise fortschreitenden Entwicklung erklärt und diese Lehre an Stelle der allmählichen und unmerklichen Umwandlung der Arten gestellt. Zur Stütze dieser Anschauung wird auf den Mangel an Übergangsformen und die Wohlbegrenztheit der Spezies hingewiesen.

Schon E. Geoffroy St. Hilaire läßt neue Formen durch plötzliche Variationen unter dem Einflusse des Wechsels der umgebenden Verhältnisse (monde ambiant) entstehen, die vorwiegend auf den Embryo einwirken.

Eine weitere Begründung sprungweise fortschreitender Entwicklung sollten die Erscheinungen des Generationswechsels und der Heterogonie liefern. Die von Kölliker[3]) nach Analogie dieser beiden Entwicklungsformen angenommene Entstehung neuer Formen mittels „heterogener Zeugung", welche schon vor Kenntnis des Generationswechsels von einzelnen Naturforschern und Philosophen (Schopenhauer, Zeugung ex utero heterogeneo) gelehrt wurde, sollte aus inneren Ursachen, als eine im „großen Entwicklungsplane" gelegene Fortbildung erfolgen. In ähnlicher Weise nahm auch O. Heer eine „Umprägung der Arten" an.

Die Annahme einer sprungweisen diskontinuierlichen Entstehung der Arten (Heterogenesis) findet gegenwärtig in größerem oder geringerem Umfange Vertreter, so in Dollo, Bateson,[4]) Eimer, Korschinsky, de Vries,[5]) v. Wettstein,[6]) Johannsen.

Eingehendere Erforschung der Variabilität und Erblichkeit in neuerer Zeit hat nämlich dazu geführt, zwischen einer Variabilität im engeren Sinne oder *fluktuierenden Variabilität* und der artbildenden Variabilität schärfer zu unterscheiden, die von de Vries mit dem schon vor Darwin gebräuchlichen Ausdrucke der *Mutabilität* bezeichnet wird.

---

[1]) E. D. Cope, The Primary Factors of Organic Evolution. Chicago 1896.

[2]) Th. Eimer, Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. I. T. 1888, II. T. 1897.

[3]) A. Kölliker, Über die Darwinsche Schöpfungstheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIV, 1864.

[4]) W. Bateson, Materials for the Study of Variation. London 1894.

[5]) H. de Vries, Die Mutationstheorie. 2 Bde. Leipzig 1901—1903.

[6]) R. v. Wettstein, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche. Ber. deutsch. botan. Ges. Jahrg. 1900.

Fluktuierende Variabilität[1]) ist stets vorhanden; sie folgt dem sog. Quetelet schen Gesetze, welches besagt, daß um ein Mittel mit der größten Individuenzahl in symmetrischer Verteilung sog. Plus- und Minusvariationen sich zeigen. Letztere werden aus dem Grunde so bezeichnet, da sie sich auf meßbare Größenunterschiede beziehen, wie Länge und Breite von Blättern und Samen, Gewicht von Samen, Zahl der knöchernen Strahlen der Fischflossen. Diese Variationen erscheinen in den Nachkommen immer in gleicher Weise und führen nicht zu einer neuen Art. Letztere Tatsache wird insbesondere durch Johannsens *„reine Linien“* erwiesen, bei welchen Nachkommen eines *einzigen* Samens stets durch Inzucht weiter fortgepflanzt werden, wodurch die Fehler durch Kreuzung verschiedener variierter Individuen ausgeschlossen erscheinen. Die Nachkommen aus solchen „reinen Linien“ bleiben im Mittelwert durchaus konstant, ihre Variationen folgen in gleicher Weise dem Quetelet schen Gesetze.

Die artbildende Variabilität oder Mutabilität dagegen bedingt Abänderungen, welche erblich sind und zufällige, von Zeit zu Zeit auftretende Erscheinungen bilden *(stoßweise Variabilität).* Diese Abänderungen werden von de Vries als *Mutationen* unterschieden. Die Mutationen entsprechen den sog. *spontanen* Abänderungen, *single variations* oder *Sprungvariationen* älterer Forscher. Besonders bekannt geworden sind die Mutationen von *Oenothera lamarckiana,* die de Vries beschrieb. Nach Darwins Ansicht sind verschiedene Hunderassen (z. B. Dachshund, Mops) mit einem Male entstanden; weitere Fälle von Mutation werden von Standfuß für Schmetterlinge angegeben. Die hornlosen Rinder sind plötzlich aufgetreten und haben diese Eigentümlichkeit vererbt; sie sind somit gleichfalls als Mutationen zu bezeichnen.

Nach der von de Vries aufgestellten *Mutationstheorie* entstehen nun die Arten nicht durch fluktuierende Variabilität, sondern durch *Mutabilität.* Eine neue Art entsteht ohne Übergänge, sie ist mit einem Male da. Die Mutationen sind Keimvariationen (nach Johannsens Ausdrucksweise „Änderungen der genotypischen Grundlage“), somit erblicher Natur, und können progressive und retrogressive sein; erstere beruhen auf der Entstehung neuer Eigenschaften, letztere auf dem Verluste vorhandener. De Vries gelangt infolgedessen zu der Ansicht von der Konstanz der Arten, wie auch die scharfe Begrenzung der Arten auf diskontinuierliche Entstehung hinweist. Nützliche Mutationen sind viel seltener als nutzlose, aber unschädliche. Die Selektion wählt nach de Vries nur zwischen den durch Mutation gegebenen Arten, indem sie die einen vernichtet. Arten vergehen, aber entstehen nicht durch natürliche Auslese. Die Mutations-

[1]) Vergl. außer Bateson u. a. F. Galton, Natural inheritance. London 1889. C. B. Davenport, Statistical Methods with special reference to biological Variation. Newyork and London. 1899. W. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909. 2. Aufl. 1913.

theorie fordert eine allseitige Mutabilität der Organismen. Was die Kreuzungen zweier Arten betrifft, so entstehen neue elementare Eigenschaften nach de Vries bei derselben nur infolge vorhandener Variabilität, nicht durch den Einfluß der Kreuzungen selbst.

Die Mutationstheorie berücksichtgt nur eine Reihe von Erscheinungen, sie bietet aber für das Vorkommen der überall vorhandenen Anpassungen der Organismen keine ausreichende Erklärung. Nach Johannsen sind die Anpassungen aus der großen Fähigkeit der Selbstregulierung zu verstehen.

Als Ursache des Auftretens von Mutationen ist die Lebenslage von wesentlicher Bedeutung.

Entstehung neuer Arten durch Kreuzung. Hybridmutationen.

Der schon von älteren Forschern geführte Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Entstehung neuer Formen, wie bei einigen Haustieren (Hausrind, Hausschwein, Hund), aus Kreuzung von zwei Stammarten gewinnt durch die in neuester Zeit mit Sorgfalt vornehmlich an Pflanzen angestellten Kreuzungsversuche eine weitere Stütze. Und zwar kann Rassenkreuzung zu neuen Formen führen dadurch, daß die vorhandenen Charaktere in besonderer Weise kombiniert werden, wobei latente Charaktere wieder sichtbar werden können, aber auch durch Erzeugung ganz neuer Charaktere, die als „Hybridmutationen" zu bezeichnen sind (E. v. Tschermak). Es ist sehr wahrscheinlich, daß auf diesem Wege auch die Bildung neuer Arten angebahnt wurde.

Die Ursachen der Entstehung neuer Arten.

Eine Zusammenfassung über die Ursachen der Entstehung der Arten läßt erkennen, daß hierbei in Betracht kommen: 1. die konstitutionellen Eigenschaften (Natur) der Organismen; 2. die äußeren Lebensbedingungen. In der Anpassungsfähigkeit des Protoplasmas ist die Grundlage für die Abänderung, in den äußeren Lebensbedingungen der Anstoß zu diesen Abänderungen gelegen.

Neubildung von Formen ist 1. auf innere Ursachen zurückzuführen und die Folge von Selbstvariation (spontane Variation, Mutation) oder auch von Kreuzung verschiedener Arten (Bastardierung). Überall sind die korrelativen Erscheinungen, d. h. gleichgerichtete Abänderungen, die sich aus der innigen Verkettung der Teile im Organismus schon infolge gemeinsamen Ursprungs derselben ergeben, von großer Bedeutung. 2. Es können aus der Anpassung durch Klima, Nahrung, veränderte Lebensweise hervorgerufene (erworbene) Merkmale bei dauernder Einwirkung und insofern sie auch die Keimzellen als integrierende Teile des Körpers treffen, zu erb-

lichen werden, wobei auf die hohe Empfindlichkeit der Reproduktionsorgane gegen solche Einflüsse hingewiesen sein soll.

Der. Fortschritt in der Organisation und die Mannigfaltigkeit der Organismenwelt werden nur durch die Annahme verständlich, daß einzelne Arten bei der Neuentstehung von Formen progressiv sind, während andere auf bestimmten Stufen der Entwicklungsrichtung stehen bleiben (Entwicklungsstillstand, Genepistase Eimer). Die Grundlage des Fortschrittes ist in der Vervollkommnungsfähigkeit der Organismen zu suchen. Es ergibt sich aber dabei aus der besonderen Natur der Organismen eine beschränkte Variabilität.

Niemals sehen wir, daß eine Tierform in der Phylogenese zu ihrer ursprünglichen Ausgangsform zurückkehrt (Dollos Gesetz der *Irreversibilität*). Auch bei regressiver Weiterentwicklung einer Formenreihe sind die regressiven Formen keine Wiederholung des Stammtypus.

Die Selektion hat für die Entstehung der Arten die Bedeutung, nachteilige Formen zu vernichten; sie erscheint als Regulator durch die Erhaltung der besser angepaßten Formen.

Es ist nicht notwendig, für das Keimplasma einen so komplizierten Bau anzunehmen, wie dies Weismann entwickelte. Es genügt die Annahme einer viel geringeren Zahl von Qualitäten, aus deren Variation und Weiterentwicklung sich die übrigen ableiten. Die verschiedenen Differenzierungen innerhalb eines Organismus zeigen die Fülle von potenziell in einem bestimmt gearteten Plasma enthaltenen Qualitäten, die Mannigfaltigkeit der Organismenwelt die große Variabilität des Plasmas überhaupt. Mit einfachen Mitteln vollbringt die Natur ihre großen Wirkungen.

Das Aussterben der Arten.

Das Aussterben[1]) der Arten und ganzer Tiergruppen hat in verschiedenen Ursachen seinen Grund.

Aussterben erfolgt durch den Kampf ums Dasein, infolge sich ändernder Lebensverhältnisse, wobei besser angepaßte Formen andere Formen verdrängen. Dazu kommt, daß, falls ein Formenbestand klein wird, infolge von Inzucht Aussterben beschleunigt wird.

So sind durch das Auftreten des Menschen viele Tiere in rezenter Zeit ausgestorben (Quagga, Borkentier, Riesenalk u. a.) oder im Aussterben begriffen, wie Wisent, Steinbock, Seeotter.

Für viele Tiere ist jedoch Aussterben nicht aus äußeren Gründen allein ohne weiteres ersichtlich, und auch die Folge *innerer* Ursachen anzunehmen. Es gilt dies für Tiere hoher einseitiger Spezialisierung. Solche Tiere sind weiterer Variabilität im Sinne von Umbildung zu einer neuen

[1]) Außer Gaudry, Saporta, Cope, Depéret u. a. vergl. D. Rosa, Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehung zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Aus d. Italien. übersetzt von H. Bosshard. Jena 1903.

Form bei sich ändernden Lebensverhältnissen nicht mehr fähig (inadaptive Typen). Es läßt sich ein *Gesetz fortschreitend verminderter Variation* ableiten, nach welchem die Bedeutung der Variation der Arten in dem Maße kleiner wurde, als die letzteren sich von den Stammformen entfernten. Diese Tatsache hängt von einer *progressiven Reduktion der Variabilität* (R o s a) ab. Indem die Organismen im Laufe der Zeit eine sich steigernde spezielle Anpassung an die gegebenen Lebensverhältnisse zeigen und zufolge einseitiger bestimmt gerichteter Entwicklung (Orthogenesis) einer steten Vervollkommnung und hohen Spezialisation entgegengehen (die sich zugleich als unmittelbar nützlich erweist und deshalb durch natürliche Auslese auch erhalten wird), verlieren sie die Fähigkeit größerer Variationsmöglichkeit. Denn Spezialisierung ist stets mit Einschränkung, Verlust oder Rudimentärwerden einer Eigentümlichkeit verbunden und findet eine Grenze.

Möglicherweise haben solche innere Ursachen das Aussterben vieler Tiere älterer Formationen, wie der Reptilienformen der Sekundärzeit *(Ichthyosaurier, Sauropterygier, Dinosaurier, Pterosaurier)*, der *Trilobiten, Ammoniten, Cystoideen, Blastoiden* u. a. mitbedingt.

Damit ist jedoch die Frage nach der Ursache des Erlöschens der Formen nicht gelöst.

Allgemeine Grundformen (Architektonik) des tierischen Körpers.

In der großen Zahl von Gestaltungen des tierischen Körpers ist es möglich, bezüglich der Architektonik eine Anzahl von allgemeinen Grundformen *(Promorphen)* zu erkennen. Die Lehre von diesen Grundformen wird als *Promorphologie* bezeichnet.

In den verschiedenen Grundformen des Tierkörpers handelt es sich um verschiedene Weisen der Massenverteilung der den Körper aufbauenden Substanz, welche in der großen Plastizität der organisierten Substanz bedingt ist und durch die besondere Lebensweise verursacht wird.

Es lassen sich folgende allgemeine Grundformen unterscheiden:

1. Die *homaxone* Grundform. Sie ist die einfachste Grundform, bei welcher die Körpermasse in Gestalt einer Kugel angeordnet erscheint; sie findet sich bei einigen *Radiolarien, Heliozoen, Volvox* (Fig. 10). Durch den Mittelpunkt dieser Grundform läßt sich eine beliebige Zahl von Achsen legen, welche gleichwertig und gleichpolig (homopol) sind. Jede durch den Mittelpunkt gehende Ebene teilt einen homaxonen Körper in zwei kongruente Teile. Bei den homaxon gebauten Tieren handelt es sich um schwebende Körper.

2. Die *monaxone* Grundform. Als Typus dieser Grundform erscheint ein sphäroidischer Körper, wie er in dem Gastrulastadium vertreten ist. An einem solchen Körper (Fig. 11) ist zunächst eine durch die Mitte desselben

laufende Hauptachse zu unterscheiden, welche heteropol ist, d. h. ungleichwertige Pole (Mundpol, Apikalpol) besitzt. Senkrecht zu dieser Hauptachse lassen sich beliebig viele untereinander gleichwertige und homopole Nebenachsen ziehen. Alle Ebenen, welche in der Richtung der Hauptachse durch diese hindurchgehen, teilen den Körper in kongruente Hälften. Ein monaxoner Organismus zeigt eine in der Richtung der Hauptachse fortschreitende gerade oder spirale Bewegung.

3. Die *radiäre* Grundform. Bei einem Körper, welcher einen radiären Bau aufweist (Fig. 12 und 13), ist zunächst eine heteropole Hauptachse zu

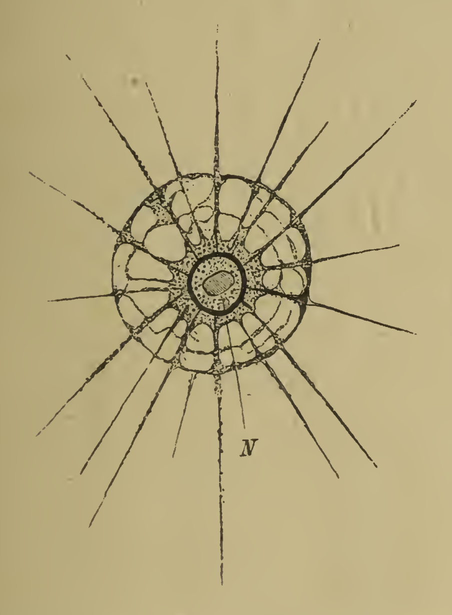


Fig. 10. Homaxones, junges *Actinosphaerium* (Heliozoe).
(Nach Fr. E. Schulze.) *N* Nucleus.

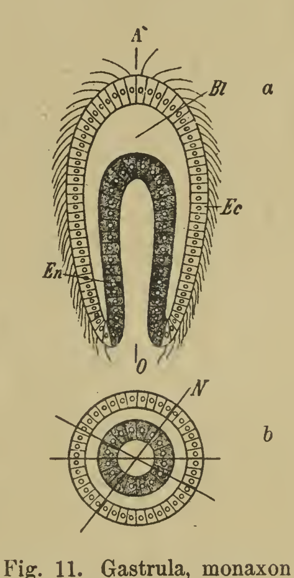


Fig. 11. Gastrula, monaxon (schematisch).
a im Längsschnitt, *b* im Querschnitt (Original). *AO* Hauptachse, *O* Oral-, *A* Apikalpol, *N* Nebenachsen, *En* Entoderm, *Ec* Ektoderm, *Bl* Blastocoel.

unterscheiden. Senkrecht auf diese lassen sich nur wenige gleichwertige Nebenachsen in regelmäßiger Anordnung legen. Das Hervortreten bestimmter Nebenachsen wird dadurch hervorgerufen, daß gewisse Organe des Körpers sich in mehrfacher Zahl und regelmäßiger Anordnung im Umkreise der Hauptachse wiederholen (so bei *Polypen, Quallen, Echinodermen*). Jene Linien, welche von der Hauptachse aus in die Nebenachsen fallen, werden als *Hauptstrahlen* oder *Radien* bezeichnet, die in der Mitte zwischen zwei Radien gezogenen Linien nennt man *Zwischenstrahlen* oder *Interradien*. Ebenen, durch die Interradien gelegt, teilen einen radiären Körper in ebensoviele kongruente Teilstücke oder *Antimeren*, als die Zahl der Radien beträgt. Die Zahl der Radien ist entweder eine gerade (4, 6, 8 bei Polypen und Quallen) oder eine ungerade (5 bei Echinodermen). Im ersten Falle wird das Tier als geradstrahlig, im zweiten als ungeradstrahlig bezeichnet.

Die radiäre Grundform ist aus der monaxonen hervorgegangen und Folge der festsitzenden Lebensweise, bei welcher eine regelmäßige Verteilung der Körpermasse vom Befestigungspunkte aus stattfindet. Der radiäre Bau der freibeweglichen Quallen und Echinodermen erklärt sich aus ihrer Abstammung von festsitzenden Formen.

4. Die *disymmetrische* Grundform. Sie läßt sich als zweistrahlig radiäre Grundform auffassen. Außer der heteropolen Hauptachse sind zwei aufeinander senkrecht stehende gleichpolige, aber different entwickelte, ungleichwertige Nebenachsen zu unterscheiden (Fig. 14). Diese Grundform findet sich bei den freischwimmenden *Ctenophoren* und den festsitzenden *Hexactiniarien.*

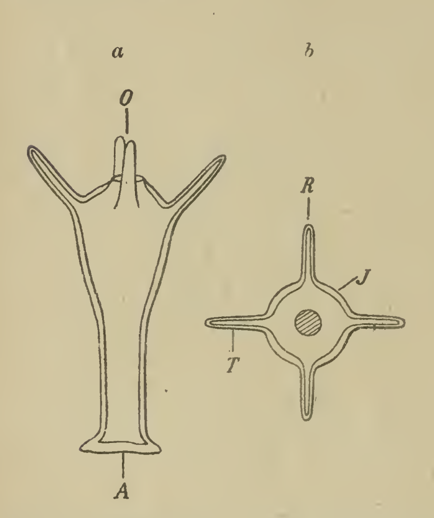


Fig. 12. Hydroidpolyp, vierstrahlig radiär (schematisch).

a von der Seite, *b* vom Oralpol gesehen. *AO* Hauptachse, *A* Apikal-, *O* Oralpol. *T* Tentakel in den Radien *(R)*, *J* Interradien (Original).

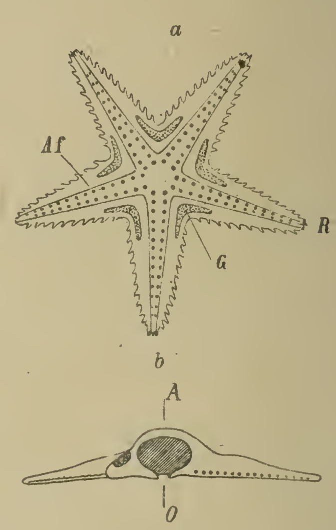


Fig. 13. Seestern, fünfstrahlig radiär (schematisch).

a vom Oralpol gesehen, *b* im Längsschnitt. *AO* Hauptachse, *A* Apikal-, *O* Oralpol, *Af* Lage der Ambulakralfüßchenreihen in den Radien *(R)*, *G* Genitalorgane in den Interradien.

5. Die *bilateralsymmetrische* Grundform. An einem bilateralsymmetrischen Körper (Fig. 15) sind eine durch seine Mitte verlaufende heteropole Hauptachse zu unterscheiden und senkrecht zu dieser zwei aufeinander senkrecht stehende Nebenachsen, welche ungleichwertig sind und von denen eine homopol, die andere heteropol ist. Die Ebene, welche durch die heteropole Nebenachse hindurchgeht, wird als *Sagittal*ebene bezeichnet; sie teilt den Körper in zwei (eine rechte und linke) spiegelbildlich gleiche Hälften (Antimeren). Die senkrecht darauf durch die homopole Achse verlaufende Ebene heißt *Transversal*ebene und teilt den Körper in zwei ungleiche Teile, welche als Bauch und Rücken unterschieden werden. Die bilateralsymmetrische Grundform ist aus der zweistrahligen durch abweichende Entwicklung in einem Interradius ableitbar. Bilateralsymmetrischen Bau zeigen die Würmer, Arthropoden, Tentakulaten, Mollusken, Enteropneusten,

Chaetognathen, Chordonier. Die Bilateralsymmetrie ist für die geradlinig fortschreitende Bewegung durch die gleichmäßige Verteilung der Körpermasse nach rechts und links von Bedeutung.

Daß die Grundformen der tierischen Organismen die Folge großer Plastizität der den Körper aufbauenden Substanz sind, ergibt sich aus der Ausbildung vieler Unregelmäßigkeiten, so der *Asymmetrie;* ferner aus der Tatsache, daß die ursprüngliche allgemeine Grundform eines Organismus in verschieden tiefgreifender Weise durch eine andere verdrängt sein kann.

Was die zahlreichen Fälle der Entwicklung von Asymmetrien bei bilateralsymmetrischen Tieren anbelangt, so betreffen dieselben häufig nur den inneren Bau, bezw. die Lagerung der Organe, und diese sind durch die korrelativen Beziehungen der Organe verursacht. Die auch die äußere Gestalt des Körpers betreffende Asymmetrie ist aus verschiedenen Ursachen, so als Folge von späterer Festheftung oder sonstiger besonderer Lebensweise (wie bei den im Sande lebenden *Pleuronectiden,* bei den *Lernaeen,* gewissen Muscheln, so *Ostrea, Pecten*), zuweilen als bloße Anpassung an die

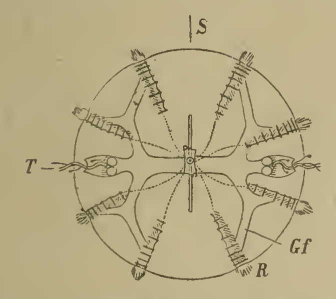


Fig. 14. Rippenqualle, disymmetrisch, vom Apikalpole gesehen.

T Radial- (Transversal-) Ebene, *S* Interradial- (Sagittal-) Ebene, *R* Rippen, *Gf* Gastrovascularsystem.

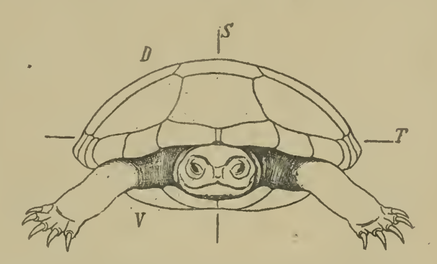


Fig. 15. Schildkröte, bilateralsymmetrisch, in der Richtung der Hauptachse von vorn gesehen (Original).

S Sagittalebene, *T* Transversalebene, *D* Dorsalseite, *V* Ventralseite.

zur Verfügung stehende Räumlichkeit, wie bei den parasitischen *Bopyriden,* zu erklären. Die kombinierte Wirkung verschiedener Ursachen, so die Entwicklung eines Gehäuses und die eigentümliche Ausbildung des Bewegungsorganes, des Fußes, als Haftorgan u. a. hat die asymmetrische Entwicklung (Drehung und spirale Aufrollung) des Eingeweidesackes bei den Schnecken *(Gastropoden)* hervorgerufen. Asymmetrie findet sich auch unter den Protozoen bei den *Ciliaten* vor.

Für die teilweise Verdrängung der ursprünglichen radiären Grundform durch eine bilateralsymmetrische bieten die *Anthozoen*polypen ein Beispiel, bei welchen die Körpergestalt eine radiäre, die innere Architektonik dagegen bilateralsymmetrisch ist. Die Ursache für die Entwicklung dieser einem ursprünglich radiären Typus aufgeprägten *sekundären Bilateralsymmetrie* ist wahrscheinlich in der Stockbildung zu suchen. Aus der Anordnung am Stocke läßt sich auch die bilateralsymmetrische Gestalt der Schwimmglocken bei *Siphonophoren* verstehen. Die disymmetrische

Grundform der *Hexactiniaria* ist wahrscheinlich *tertiär* aus der sekundär-bilateralen hervorgegangen.

Der umgekehrte Fall, die Verdrängung der Bilaterie durch eine radiäre Grundform, findet sich bei den *Echinodermen* als Folge festsitzender Lebensweise bilateralsymmetrischer Stammformen *(sekundär radiärer Bau)*. Aus letzterem kann sich neuerdings eine *tertiäre* Bilaterie hervorbilden (irreguläre Seeigel, wie *Spatangus, Clypeaster*, einige Holothurien).

Auch die homaxone Grundform bei *Radiolarien* und *Heliozoen* ist als eine sekundäre und aus einer monaxonen hervorgegangen anzusehen. Es erweist dies der monaxone Flagellatenzustand dieser Tiere, welcher einem älteren phylogenetischen Formzustand entsprechen dürfte.

Aus mechanisch wirksamen Momenten sind in gleicher Weise die Symmetrieverhältnisse einzelner Teile des Körpers (z. B. der Tentakel, Stachel, Schuppen, der Arme eines Seesternes) zu erklären.

Metamerie.

Eine Eigentümlichkeit, welche in der Regel bereits in der äußeren Erscheinung vieler Tiere zum Ausdrucke gelangt, ist die *Metamerie*. Die Metamerie (Segmentierung) ist die innere und zumeist auch äußere Gliederung des Körpers in längs der Hauptachse aufeinanderfolgende Stücke und beruht auf der gesetzmäßigen Wiederholung gleichartiger Körperabschnitte. Die aufeinanderfolgenden Abschnitte werden *Metameren* oder Segmente genannt. Als Folge der Metamerie ergibt sich ein großer Reichtum an Organen.

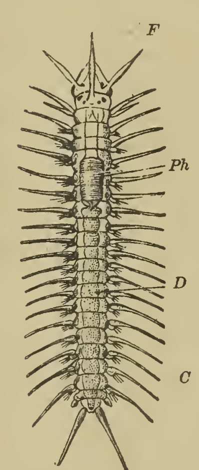


Fig. 16. Homonom-metamerischer Gliederwurm (Polychät). *Ph* Pharynx, *D* Darmkanal, *C* Cirren, *F* Fühler.

Metamerische Tiere sind die Wirbeltiere, Gliederwürmer (Annelida), Gliederfüßler (Arthropoda). An einem metamerischen Körper unterscheidet man ein erstes Segment als Kopfsegment, ein letztes als Endsegment; die dazwischenliegenden Metameren werden als Rumpfsegmente bezeichnet.

Sind die Rumpfmetameren untereinander gleich oder nahezu gleich, so nennt man die Metamerie eine *homonome* (*Annelida*, Fig. 16); sind dagegen die Rumpfsegmente ungleich entwickelt, so wird die Metamerie als *heteronome* unterschieden. Bei heteronomer Metamerie (Fig. 3) kommt es zur *Regionen*bildung, indem die gleichartig ausgebildeten Metameren sich als besondere Komplexe hervorheben oder sogar miteinander verschmelzen (so Kopf-, Brust-, Bauchregion). Heteronom metamerisch sind die *Arthropoden* und *Vertebraten*.

Die Metamerie tritt auch bei *Echinodermen,* hier aber nicht in der Hauptachse des Körpers, sondern an den einzelnen Nebenachsen (Radien) desselben auf.

Von der Metamerie ist die *Ringelung,* welche äußerlich am Körper sowohl metamerischer als nichtmetamerischer Tiere (Rädertiere, Blutegel) sich ausbilden kann, zu unterscheiden. Bei der Ringelung handelt es sich bloß um Faltungen der Haut.

Zelle.

Der einfachste Organismus, den wir kennen, ist die Zelle (Plastid Haeckel).[1]) An derselben sind zunächst zwei wichtige Teile zu unterscheiden: 1. der *Zelleib (Cytoplasma),* 2. der *Zellkern (Nucleus).* Der Körper der Organismen besteht entweder aus einer oder baut sich aus vielen Zellen auf.

Ob es Organismen gibt, welche des Kernes entbehren, die somit noch einfacher als die Zelle gebaut wären, ist sehr zweifelhaft. Haeckel hat eine Gruppe kernloser Organismen als *Moneren* unterschieden, deren Berechtigung jedoch auf Grund späterer Erfahrungen unhaltbar geworden ist; selbst bei *Bakterien* konnten kernartige Gebilde unterschieden werden.

Im Zelleibe oder *Cytoplasma* lassen sich zwei Substanzen unterscheiden (Fig. 17). Die eine besteht aus feinen, häufig zu einem Gerüst vereinigten Fäden und wird als *Filarsubstanz, Mitom* oder *Spongioplasma* bezeichnet; in derselben finden sich reihenweise angeordnete feine Körnchen, die *Mikrosomen.* Die zweite Substanz *(Interfilarsubstanz, Paramitom, Hyaloplasma* oder *Enchylema)* erfüllt die Zwischenräume zwischen den Fäden als deren Träger sie erscheint. Nach außen kann der Zelleib ein Häutchen besitzen, die *Zellmembran;* sie bildet kein notwendiges Attribut der Zelle. Die Gestalt der Zelle ist sehr verschieden, als einfachste Form muß die Kugelgestalt angesehen werden.

Der Zellkern (*Nucleus,* Fig. 18) hat meist kugelige oder ellipsoidische Gestalt, kann indessen auch stabartig gestreckt, hufeisenförmig, ringförmig, perlschnurförmig oder vielfach verzweigt sein. Er ist in der Regel und ur-

---

[1]) Vgl. C. Frommann, Zur Lehre von der Struktur der Zellen. Jenaische naturw. Zeitschr. IX, 1875. E. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl., Jena 1880. J. Hanstein, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und tierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg 1880. G. Retzius, Studien über die Zelltheilung. Biologische Untersuchungen. Stockholm 1881. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern, Zelltheilung. Leipzig 1882. C. Rabl, Über Zelltheilung. Morph. Jahrb. X, 1885. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893. E. Wilson, The Cell in Development and Inheritance. Newyork. 2. Aufl. 1902. R. Hertwig, Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protist. I, 1902. Vgl. ferner Kupffer, Ed. van Beneden, Boveri, Bütschli, Haecker, vom Rath, Heidenhain, Montgomery, Zimmermann, Goldschmidt u. a.

sprünglich wohl überall in einfacher Zahl in jeder Zelle vorhanden. Das Vorkommen von mehreren Kernen in einer Zelle (Leberzellen, Riesenzellen des Knochenmarkes, einige Rhizopoden, Ciliaten) ist sekundär. Die relative Größe des Kernes wechselt in den verschiedenen Zellen mannigfach. Doch besteht in jeder Zelle ein bestimmtes Massenverhältnis zwischen Zelleib und Kern (*Kern-Plasmarelation* R. H e r t w i g).

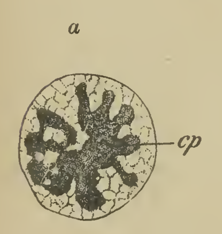


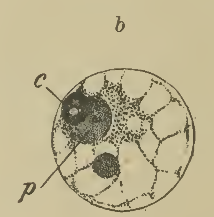
Fig. 17. Knorpelzelle vom Salamander.
F Filarsubstanz (Spongioplasma), *N* Nucleus (nach F l e m m i n g).

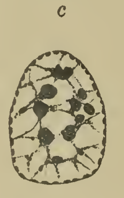
Am Kern unterscheidet man folgende Teile: 1. *Chromatin-* oder *Nucleïn*körper, 2. echte oder *Plastinnucleolen,* auch *Paranucleolen* genannt, 3. *Linin-* oder *Achromatin*fäden, 4. Kernsaft (Kernenchylema), 5. eine Kernmembran.

Die Chromatinkörper bestehen aus *Chromatin (Nucleïn),* einer Substanz, welche sich mit gewissen Farbstoffen (wie Karmin, Hämatoxylin, Safranin) lebhaft tingiert. Die Chromatinkörper treten im Kern in Form von Körnchen oder Fäden oder in Form eines Netzwerkes, zuweilen auch einer einzigen Kugel auf.

Das Chromatin findet sich stets in enger Beziehung zu einer besonderen Substanz des Kernes, dem *Plastin (Paranucleïn, Pyrenin).* In den Kernen der Protozoen, seltener der Metazoen, sind in der Regel diese beiden Substanzen zu einer Masse innig vermengt und dann entweder in Form von Körnchen gleichmäßig im Kern verteilt oder







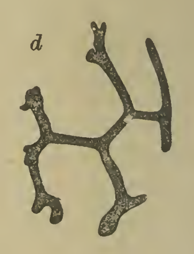


Fig. 18. Zellkerne.

a Kern vom *Actinosphaerium eichhorni* mit großem Chromatoplastin-Nucleolus *(cp)* (nach R. H e r t w i g). *b* Eizellkern (Keimbläschen) von *Unio* (nach F l e m m i n g), ein Nucleolus einen Chromatin- *(c)* und Plastin- *(p)* Anteil aufweisend. Daneben ein zweiter echter (Plastin-) Nucleolus. *c* Kern einer Drüsenzelle von *Potamobius astacus (Astacus fluviatilis)* mit zahlreichen Chromatinnucleolen im Kernnetz (Linin) (Original). *d* Verästelter feinkörniger Kern aus dem Malpighischen Gefäß der Raupe von *Vanessa urticae* (nach F o l).

auch zu größeren Körpern (chromatische Nucleoli R. H e r t w i g, Amphinucleoli W a l d e y e r oder Karyosomen) zusammengeballt (Fig. 18 *a*). In den Kernen der Metazoen (seltener Protozoen) hingegen ist das Plastin (wahrscheinlich bloß ein Teil desselben) vom Chromatin gesondert und stellt dann die *echten Nucleolen (Plastinnucleolen* oder *Paranucleolen)* vor, welche in Form von Kügelchen auftreten (R. H e r t w i g) (Fig. 18 *b*). Die Nucleolen sind Stoffwechselprodukte des Kernes (H a e c k e r).

Drittens kommen im Kerne Fäden vor, welche meist ein Netzwerk bilden und aus einer körnigen, mit den gewöhnlichen Farbstoffen nicht färbbaren Substanz, dem *Achromatin* oder *Linin* bestehen. Diesen Fäden sind die Chromatinkörper ein- oder angelagert.

Die übrigen Räume des Kernes zwischen den genannten Kernsubstanzen werden von einer Flüssigkeit, dem *Kernsaft,* eingenommen.

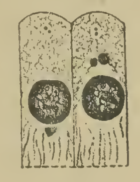
Der Kern besitzt eine eigene Membran (Kernmembran), welche aus *Amphipyrenin* besteht.



Fig. 19. *Arcella vulgaris* mit zwei Kernen *(N),* von der Fläche gesehen.
Ch Chromidialnetz, *O* Schalenmündung (nach R. Hertwig).

Bei einigen einzelligen Tieren (so *Rhizopoden,* manchen *Flagellaten*) findet sich nach außen vom Kerne eine mit der Kernsubstanz übereinstimmende Masse, der sog. *Chromidialapparat* (R. Hertwig). Diese Masse leitet sich nachweisbar vom Kerne ab und kann sich auch wieder zu Kernen umbilden. Sie liegt entweder mantelförmig um den Kern herum oder durchsetzt netzartig das Protoplasma des Zelleibes (Fig. 19).

Ferner ist in der Zelle ein kleines Gebilde nachgewiesen worden, welches zur Zeit der Zellteilung das Zentrum der Strahlungen bildet. Dieses Gebilde ist das Zentralkörperchen (*Centriol,* Fig. 21). Das Centriol bildet in manchen Fällen (Genitalzellen) das Zentrum einer besonderen alveolären oder homogenen kugeligen cytoplasmatischen Differenzierung, des *Centrosomas* (Fig. 21). Beim sog. ruhenden Kern, d. h. zur Zeit, wenn der Kern sich nicht teilt, wird das Centriol im Zelleib in der Nähe des Kernes, zuweilen in einer Bucht des Kernes eingesenkt gefunden; es ist indessen auch innerhalb des Kernes gefunden worden und wird von einigen Forschern (Hertwig, Boveri) als ein dem Kern entstammendes Gebilde betrachtet. Bei Epithelzellen liegt das Centriol gegen die freie Fläche der Zelle zu und in ziemlicher Entfernung vom Kern. Sehr häufig wird ein Doppelcentriol (Diplosoma) in der ruhenden Zelle beobachtet (Fig. 20). Das Centriol wird als aktives Zentrum der Zellteilung, bzw. als dynamisches (kinetisches) Zentrum der Zelle betrachtet (Ed. van Beneden, Boveri). Das Fehlen des Centriols in vielen Fällen ist vielleicht auf Rückbildung zurückzuführen.


Fig. 20.
Epithelzellen aus der Niere des Kaninchens mit Centriolen (Diplosomen) nahe der freien Oberfläche (nach Zimmermann).

Aus dem Bau und aus den Teilungserscheinungen geht hervor, daß jede Zelle polar differenziert ist, d. h. daß sich bestimmte Achsenverhältnisse an ihr nachweisen lassen (Ed. van Beneden, C. Rabl) und die Hauptachse durch Centriol und Kern verläuft.

Die Zelle zeigt alle Lebenserscheinungen eines Organismus, Stoffwechsel, Irritabilität, Bewegung, Wachstum und Fortpflanzung.

Im besonderen sei der *amöboiden* Bewegung der Zelle gedacht, welche darin besteht, daß der Zelleib wechselnde Fortsätze aussendet und einzieht. Diese Fortsätze, als Scheinfüßchen oder *Pseudopodien* bezeichnet, dienen der Ortsveränderung, aber auch der Nahrungsaufnahme, indem mittels derselben feste Nahrungskörper umflossen und in das Cytoplasma eingeführt werden. Flüssige Nahrung wird endosmotisch aufgenommen. Unverdauliche oder schädliche Substanzen werden aus dem Cytoplasma ausgestoßen.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Teilung oder Sprossung (Knospung). Bei der Teilung gehen aus einer Zelle zwei gleich große Zellen, bei der selteneren Sprossung zwei ungleich große Zellen hervor, wobei der kleinere

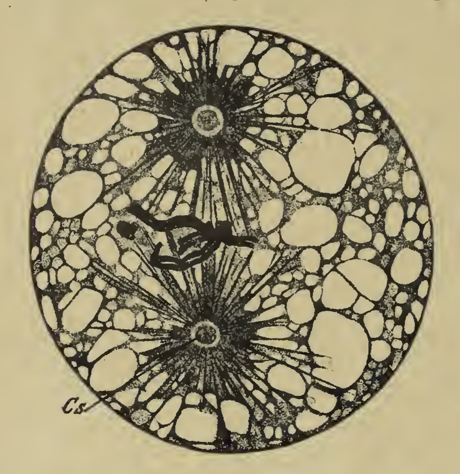


Fig. 21. Furchungszelle von *Ascaris megalocephala* in Teilung.

Cs Centrosoma, in demselben das verdoppelte Centriol (nach Boveri).



Fig. 22. Zellknospung.

Ephelota (Podophrya) gemmipara (Ciliate) mit reifen Knospen, in welche Fortsätze des verästelten Kernes *(N)* eintreten (nach R. Hertwig).

Teil wie eine Knospe an dem größeren entsteht (Fig. 22). Die wesentlichen Vorgänge sind bei beiden Prozessen die gleichen.

Die Teilung (bezw. Sprossung) ist eine indirekte *(Mitosis)* oder direkte *(Amitosis)*; bei ersterer erfährt der Kern eine Umwandlung *(Karyokinese)* zu einer Spindel, aus welcher die zwei Tochterkerne hervorgehen; bei letzterer tritt diese eigentümliche Veränderung des Kernes nicht ein, sondern es erfolgt eine einfache Zerschnürung desselben.

Die Mitose vollzieht sich folgenderweise. Die Veränderungen betreffen zuerst das Centriol und den Kern. Das Centriol teilt sich (Fig. 21) und zwischen seinen Teilungsprodukten, welche sich stets weiter voneinander an entgegengesetzte Enden des Kernes entfernen, bildet sich allmählich eine Spindel von achromatischen Fasern aus. Im Kern ordnet sich das Chromatin in Fäden um, welche einen regelmäßigen Verlauf aufweisen, so daß am Kern eine gegen das Centriol hin gerichtete Polseite von einer Gegenpolseite (C. Rabl) unterschieden werden kann, indem die Fäden an

der Polseite schlingenförmig umbiegen (Fig. 24 *b, c*). Die Nucleolen lösen sich auf und ihr Material vereinigt sich gewöhnlich mit den sich ausbildenden Chromosomen (R. Hertwig), oder sie werden in das Cytoplasma ausgestoßen; später löst sich die Kernmembran auf. Dieses Stadium des Kernes wird als Knäuelstadium *(Spirem)* bezeichnet und man unterscheidet ein dichtes und ein folgendes lockeres Knäuel. Aus demselben geht die Stern- oder Spindelform des Kernes *(Aster)* hervor. Das Chromatin des Kernes erscheint nun wie bereits im späteren Knäuelstadium in Form von Schleifen oder Stäbchen *(Chromosomen)*, welche sich im ersteren Falle derart zu einer Sternform anordnen, daß die Winkel der Schleifen dem Zentrum des Sternes zugekehrt sind. In dieser Zeit ist auch die achromatische



Fig. 23. Vielkernbildung bei der Gametenbildung von *Aulacantha scolymantha* (nach Borgert). *a* der große Primärkern im Beginne der Auflösung durch Abgabe kleiner Tochterkerne in das umgebende, innerhalb der Zentralkapsel gelegene Protoplasma. *b* Primärkern (Mutterkern) fast aufgebraucht; Tochterkerne sehr zahlreich, sie werden zu Gametenkernen.

Fadenspindel entwickelt, deren Fasern gegen die Centriolen zusammenlaufen, welche auch das Zentrum einer im Cytoplasma sich ausbildenden Strahlung sind (Fig. 24 *e*).

In dem folgenden Stadium der Umordnung *(Metakinese)*, zuweilen auch schon früher, spalten sich die Chromosomen ihrer ganzen Länge nach und je eine Chromosomenhälfte rückt an einen der beiden Pole, wobei sich bei schleifenförmigen Chromosomen die Schleifenwinkel gegen die Pole hin richten (Fig. 24 *f*). So bilden sich zwei Tochtersterne aus, zwischen welchen Verbindungsfäden verlaufen (Fig. 24 *g*). An den Polen angelangt, verkürzen und verdicken sich die Chromosomen der Tochtersterne, die regelmäßige gegen die Pole gerichtete Anordnung verschwindet, die Tochtersterne gehen in die Knäuelform über (Fig. 24 *h, i*). Es tritt zu dieser Zeit auch wieder die Kernmembran auf, worauf die Tochterkerne die Gestalt des ruhenden Kernes annehmen (Fig. 24 *k*). Die im Cytoplasma entwickelte

Strahlung sowie die achromatische Spindel verschwinden allmählich. Während des Knäuelstadiums der Tochterkerne oder auch schon vor diesem Stadium beginnt die Einschnürung des Zelleibes. Selten tritt bei tierischen



Fig. 24. Epidermiszellen in mitotischer Teilung.

a von der ***Triton- (Molge-)*** Larve (Original), *b—k* von der *Salamander*larve (in *b* Kern nach Flemming, *c—k* nach C. Rabl). *a* Zelle mit Kern im Rubestadium, *b* dichtes Knäuel, *c* lockeres Knäuel, *d* Endstadium des Knäuels mit gegenüberliegenden Polen (von einem Pol gesehen), *e* Stadium des Muttersternes mit Längsspaltung der Chromosomen, *f* Stadium der Umordnung (Metakinese), *g* Stadium der Tochtersterne, *h* Tochterknäuel, Cytoplasma geteilt, *i* späteres Tochterknäuel, *k* Übergang zum Rubestadium.

Zellen die bei Pflanzenzellen so verbreitete Scheidewandbildung, die sog. „Zellplatte", an der Teilungsstelle der Zellen anstatt der Einschnürung auf.

Bei der Mitose durchläuft der Kern von der Metakinese zum Tochterkern rückläufig die Stadien zwischen Mutterkern und Metakinese.

Wie Ed. van Beneden und C. Rabl zuerst gezeigt haben, ist die Zahl der Chromosomen für jedes Tier eine bestimmte *(Zahlenregel der Chromosomen)* und es erscheint nach C. Rabl die Annahme berechtigt, daß auch im Ruhezustande des Kernes Zahl und Verlaufsweise der Chromosomen wie im Knäuelstadium erhalten bleiben *(Erhaltung der Individualität der Chromosomen* Boveri).

Bei der direkten Zellteilung *(Amitose)*, welche bei Protozoen (Fig. 22), seltener bei Metazoen (hier vielleicht stets nur als Kernfragmentation zu betrachten) vorkommt, schnürt sich der Kern, ohne die komplizierten, an die Kernspindelbildung geknüpften Vorgänge zu durchlaufen, biskuitförmig ein und zerfällt schließlich in zwei Hälften, um welche sich alsdann das Cytoplasma einschnürt und teilt. Indessen kann auch die Teilung des Zelleibes unterbleiben und die Zelle zwei-, bei wiederholter Kernteilung mehrkernig werden. Bei manchen *Protozoen (Rhizopoden, Sporozoen)* tritt als Kernvermehrung die *Vielkernbildung* auf, bei welcher in einem großen Mutterkern zahlreiche Tochterkernanlagen (Chromidien) entwickelt werden, die in das Cytoplasma austreten, während der Mutterkern allmählich schwindet (Fig. 23). Im Zusammenhang damit tritt sog. *Zerfallsteilung* oder *multiple Teilung* ein, d. h. ein gleichzeitiger Zerfall des Cytoplasmas in der Kernzahl entsprechende Stücke.

In der Regel wird der Zellkern als das Organ der Vererbung und Fortpflanzung der Zelle sowie als jener Teil angesehen, welcher die Zelltätigkeit beherrscht und den Charakter der Zelle bestimmt, während der Zelleib den Verkehr mit der Außenwelt vermittelt; in letzterem bilden sich daher auch als Ausdruck seiner Tätigkeit die morphologischen Differenzierungen der Zelle aus, wogegen der Kern in den verschiedenen Zellen ein mehr gleichartiges Aussehen bewahrt.

Die Bedeutung des Zellkernes als Vererbungsorgan geht aus der Erscheinung der Befruchtung hervor, durch welche mütterliche und väterliche Eigenschaften in gleichem Maße übertragen werden und bei der ein wesentlicher Vorgang die Vereinigung zweier Kerne (Spermakern und Eikern) ist. Seine Bedeutung als Organ, welches den Charakter der Zelle bestimmt, erhellt am besten aus den Regenerationsversuchen bei Protozoen, welche zeigen, daß nur kernhaltige Teilstücke der Protozoen sich vollständig regenerieren. Der Einfluß des Kernes auf die Stoffwechselvorgänge in der Zelle erweist sich aus seiner Lage an der Stelle regster Zelltätigkeit. Im speziellen betrachtet man in der Regel das *Chromatin* als die wichtigste Substanz und den spezifischen Träger der Eigenschaften der Zelle, infolgedessen die *Vererbungssubstanz*.

Spezielle Grundformen der Tiere und Entwicklung der tierischen Organisation.[1])

In der Zahl der tierischen Organismen gibt es solche, deren Leib aus einer einzigen Zelle besteht, die *Protozoa;* denselben stehen die *Metazoa* gegenüber, deren Körper sich aus einer sehr großen Zahl von Zellen, die sich zu Geweben verbinden, aufbaut.

In der Reihe der Protozoa erscheinen als einfachste Formen gewisse *Rhizopoden,* bei welchen alle Teile des Zelleibes eine gleichartige Ausbildung zeigen (Fig. 25). Jeder Teil des Körpers besitzt hier in gleichem Maße die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme, der Verdauung, Exkretion, Bewegung und Irritabilität. Die Nahrungsaufnahme in das Innere des Protoplasmas und die Bewegung vollzieht sich durch Ausstrecken und Einziehen fadenförmiger oder lappiger Fortsätze (der Scheinfüßchen oder Pseudopodien) an jeder beliebigen Stelle des Körpers.

Bei einer Anzahl von *Rhizopoden* tritt jedoch eine Differenzierung des Leibes in eine äußere zähere *Ectoplasma*schichte und eine innere flüssigere *Endoplasma*masse ein (Fig. 26). Diese Differenzierung hängt mit einer Arbeitsteilung zusammen, bei welcher die Verdauung dem Endoplasma zufällt, während das Ectoplasma das Integument bildet und Kontraktilität sowie Irritabilität in erhöhtem Maße entwickelt zeigt.

Eine zweite wichtige Organisationsstufe innerhalb der Protozoen weisen die *Ciliaten* auf (Fig. 27). Hier sind Ecto- und Endoplasma schärfer gesondert. Das Ectoplasma ist mannigfaltiger differenziert, die kräftigeren und energischeren Bewegungsorgane erscheinen in Form konstanter äußerer

---

[1]) Vgl. R. Leuckart, Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1848. Th. Huxley, On the anatomy and affinities of the family of Medusae. Philos. Transact. London 1849. A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg 1871. E. Ray Lankester, On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals. Ann. Magaz. of nat. hist. 1873. E. Haeckel, Die Gastraeatheorie. Jenaische Zeitschr. VIII. 1874. C. Claus, Die Typenlehre und E. Haeckels sog. Gastraeatheorie. Wien 1874. E. Ray Lankester, Notes on the embryology and classification of the animal Kingdom etc. Quart. Journ. micr. science XVII, 1877. F. M. Balfour, On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo. Ibid. 1880. O. Hertwig und R. Hertwig, Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881. O. Bütschli, Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teiles der Metazoen. Morpholog. Jahrb. VIII, 1883. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien 1886. B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie, 1. Lfg. Jena 1888. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. I. Morpholog. Jahrb. 1892. H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Coelomfrage. Verhandl. deutsch. zool. Ges. 1898. A. Goette, Lehrbuch der Zoologie. Leipzig 1902. A. Lang, Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jenaische Zeitschr. XXXVIII, 1903. Vgl. überdies die Arbeiten von Grobben, K. Heider, Goodrich, Faussek, Vejdovský u. a.

Anhänge (der Wimpern oder Cilien) an bestimmten Stellen entwickelt; zur Nahrungsaufnahme ist eine einzige Stelle des Körpers befähigt und als Mundöffnung (Zellmund, *Cytostom*) besonders differenziert, von welcher aus das Ectoplasma ein Einfuhrsrohr in das Innere bildet. Ebenso ist ein After (Zellafter, *Cytopyge*) vorgebildet.

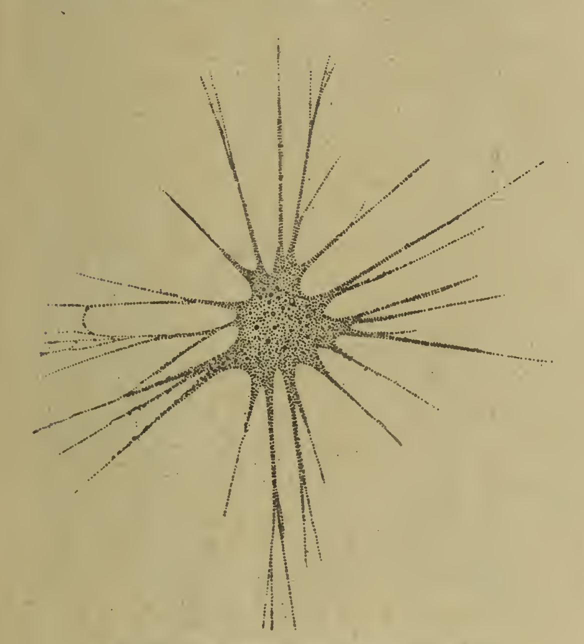


Fig. 25. *Amoeba (Protogenes) porrecta* (nach Max Schultze). ³³⁰/₁

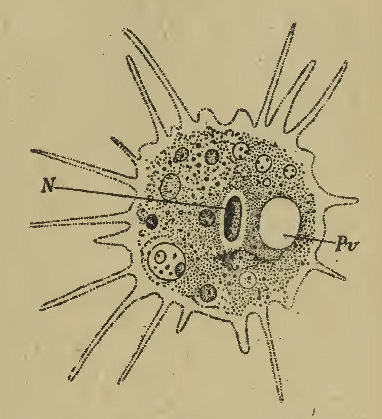


Fig. 26. *Amoeba (Dactylosphaera) polypodia.* *N* Nucleus, *Pv* pulsierende Vacuole (nach Fr. E. Schulze).

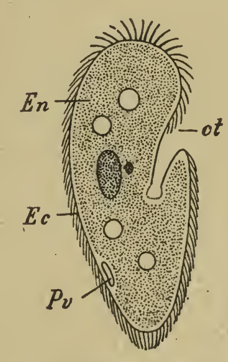


Fig. 27. Schema eines *Ciliaten*. *Ec* Ectoplasma, *En* Endoplasma, *ct* Mund, *Pv* pulsierende Vacuole. Das ovale Gebilde in der Mitte ist der vegetative Kern (Macronucleus), ihm anliegend der kleine Geschlechtskern (Micronucleus) (Original).

Mit der Bildung eines besonderen Mundes ist eine Art *Oberflächenentwicklung nach innen gegeben, insofern als das die Verdauung besorgende Endoplasma dadurch in direktere Beziehung zur Außenwelt gelangt.* Diese Entwicklung hängt innig zusammen mit der Ausbildung höherer Lokomotionsfähigkeit durch konstante Anhänge.

Allen anderen Protozoen gegenüber zeigen die Ciliaten in dem Besitze von zweierlei, physiologisch verschiedenwertigen Kernen, dem vegetativen Kern *(Macronucleus)* und dem Geschlechtskern *(Micronucleus)*, eine höhere Differenzierung. Sie werden deshalb als *Cytoidea* den übrigen Protozoen gegenübergestellt, die als *Cytomorpha* zusammengefaßt werden und denen die gleiche Kerndifferenzierung wenigstens als konstante Einrichtung fehlt.

Was die Körperachsen der *Protozoen* betrifft, so sind die primären Achsenverhältnisse jeder Zelle wohl überall vorhanden. Sie kommen bei

Rhizopoden oft nur in bestimmten Lebenszuständen (den Schwärmzuständen) zum Ausdruck. Bei allen übrigen Protozoen ist die heteropole Hauptachse am Körper stets äußerlich zu unterscheiden (Fig. 27).

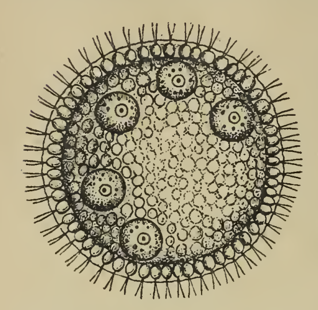


Fig. 28. Junger *Volvox aureus (minor)*, dessen somatische Zellen noch unmittelbar aneinander stoßen, mit fünf Fortpflanzungszellen. (Nach Stein.)

Die *Metazoen* sind abzuleiten von kugeligen Protozoenkolonien, wie solche sich unter den Flagellaten finden *(Pandorina, Eudorina, Volvox)*. Bei *Pandorina* und *Eudorina* verhalten sich alle Individuen der Kolonie gleich, indem alle zur Ernährung, Bewegung gleichartig beitragen und durchwegs befähigt sind, eine neue Kolonie durch Teilung zu produzieren.

Bei *Volvox* (Fig. 28) ist die Organisation eine weiter vorgeschrittene. Erstens besteht die hohlkugelförmige Kolonie aus sehr zahlreichen Zellindividuen, welche *untereinander durch Protoplasmafäden in Verbindung stehen* und in eine gallertige Hülle gemeinsam eingeschlossen sind; zweitens sind nicht alle Zellindividuen imstande, eine neue Kolonie durch Teilung zu produzieren; vielmehr kommt diese Fähigkeit nur wenigen Zellindividuen zu, welche sich als *Fortpflanzungszellen* oder Geschlechtszellen auch durch ihre besondere Ausbildung von den übrigen Zellen, den *Körper*zellen (*somatischen* Zellen) unterscheiden. Durch die *Trennung seiner Zellen in Körperzellen und Fortpflanzungszellen erweist sich Volvox einer Protozoenkolonie gegenüber als vielzelliger Organismus.*

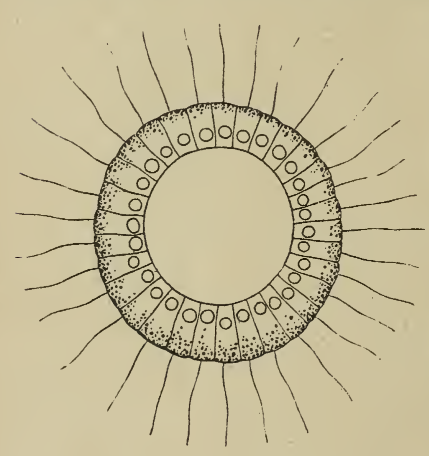


Fig. 29. Blastula eines Seeigels *(Paracentrotus [Strongylocentrotus] lividus)*. (Nach Selenka.)

Die Vorstellung, in einem vielzelligen Organismus wie *Volvox* die Ausgangsform für die Entwicklung der Metazoen zu erblicken (Claus, Haeckel), wird durch die Tatsache gestützt, daß alle Metazoen in der Ontogenie einen blasenartigen Zustand, den Keimblasenzustand (*Blastula*stadium) durchlaufen. Der Körper dieses Stadiums (Fig. 29) wird von einer Zellschichte gebildet, welche, zu einem Gewebe vereinigt, in dieser Ausbildung als *Epithel* bezeichnet wird. Das Epithel ist durch die Nebeneinanderordnung der Zellen und durch seine Funktion als Decke charakterisiert. Der von dem Epithel umschlossene Innenraum der Blastula ist das *Blastocoel* oder die *primäre Leibeshöhle*.

Aus der Blastula geht ein weiteres, allen Metazoen gemeinschaftliches Entwicklungsstadium hervor, die *Gastrula* (Fig. 11). Dieselbe bildet einen

wesentlichen Schritt zur Weiterentwicklung tierischer Organisation in der Metazoenreihe durch die Ausbildung einer inneren verdauenden Oberfläche.

Die Gastrula hat im ursprünglichsten Fall ovoide Gestalt. An dem einen Ende der Gastrula findet sich eine Öffnung, der Urmund *(Prostoma)*. Durch den Körper läßt sich eine Hauptachse legen, welche heteropol ist, indem sie einen Apikal- und Prostomapol unterscheiden läßt. Die Gastrula baut sich aus zwei Zellschichten (Epithelien) auf. Das äußere Epithel, welches die Haut bildet, wird als *Ectoderm* (äußeres Blatt) bezeichnet; das innere, das *Entoderm* (inneres Blatt), ist der *Urdarm*. Entoderm und Ectoderm gehen am Urmundrande ineinander über. Der Hohlraum, welcher vom inneren Blatte umschlossen wird und durch den Urmund nach außen mündet, ist die Urdarmhöhle *(Gastrocoel)*. Als zweiter Hohlraum findet sich zwischen Ectoderm und Entoderm das *Blastocoel*.

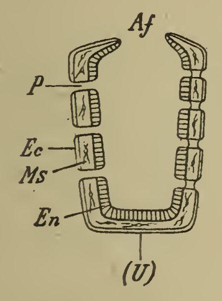


Fig. 30. Schematisches Durchschnittsbild eines *Spongiariers*. *U* Lage des geschlossenen Urmundes, mit dem sich das Tier festsetzt, *P* Poren (sekundäre Mundöffnungen), *Af* Osculum (After), *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *Ms* mesenchymatisches Mesoderm (Original).

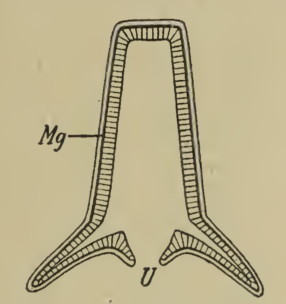


Fig. 31. Schematisches Durchschnittsbild eines *Hydropolypen*. *U* Urmund (ist definitiver Mund), *Mg* Mesodermgallerte (Stützlamelle) zwischen Ecto- und Entoderm (Original).

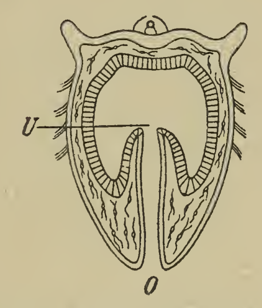


Fig. 32. Schematisches Durchschnittsbild einer *Ctenophore*. *O* Mund, der in ein ectodermales Schlundrohr führt; am Übergang des letzteren in das Entoderm der zur Schlundpforte gewordene Urmund *(U)* (Original).

Von den Metazoen stimmen die *Coelenteraten* und unter diesen am weitestgehenden die *Hydrozoen* (Fig. 31) im Bau und den Achsenverhältnissen mit der Gastrula überein. Abgesehen von der histologischen Differenzierung der beiden Körperepithelien erscheint jedoch bei den Hydrozoen als eine Art Weiterentwicklung die Erfüllung der primären Leibeshöhle mit einer Gallerte *(Mesodermgallerte)*, welche eine Stützsubstanz des Körpers bildet und ungeachtet des Umstandes, daß Zellen in derselben fehlen, als Vorstufe des mesenchymatischen Coelenteratenmesoderms anzusehen ist.

Bei allen *Coelenteraten* bleibt die Primärachse der Gastrula die Hauptachse des Körpers und die Darmhöhle das einzige Hohlraumsystem des Körpers. Was das Prostoma betrifft, so wird dasselbe bei den *Hydrozoen* (Fig. 31) und *Scyphozoen* zur definitiven Mundöffnung, während das apikale Körperende der hier auftretenden Ausgangsform, des Polypen, zur Befestigung dient. Bei den mit dem Prostomapol festsitzenden *Spongiarien* (Fig. 30) schließt sich das Prostoma und wird durch zahlreiche sekundäre Mundöffnungen (die Poren) ersetzt; dazu kommt die Ausbildung einer Auswurfs-

öffnung (Osculum, After) am apikalen Körperende. Bei den an dem Apikalpole festsitzenden *Anthozoen* und den freischwimmenden *Ctenophoren* (Fig. 32) bleibt das Prostoma gleichfalls erhalten, gelangt jedoch durch die Ausbildung eines ectodermalen Schlundrohres *(Stomodaeums)* in die Tiefe und wird zur sog. *Schlundpforte (Stomodaeumpforte).*

Bei den *Spongiarien, Scyphozoen, Anthozoen* und *Ctenophoren* tritt eine Komplikation der Körperschichten hinzu, indem die bei den *Hydrozoen* noch zellfreie Mesodermgallerte Zellen enthält, welche vom Ectoderm (bei den *Scyphozoen* nach Claus vom Entoderm) eingewandert sind. Es entwickelt sich auf diese Weise ein *mesenchymatisches Mesoderm*, das bei den *Spongiarien* die genetisch enge Beziehung mit dem Ectoderm zeitlebens zeigt,

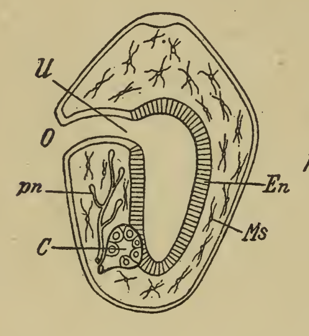


Fig. 33. Schematisches Durchschnittsbild eines *platyhelminthen Scoleciden.*

O definitiver Mund, *U* Urmund (Schlundpforte), *En* Entoderm, *C* Coelomsäckchen (Genitaldrüse), *pn* Pronephridium. *Ms* mesenchymatisches Mesoderm (Original).

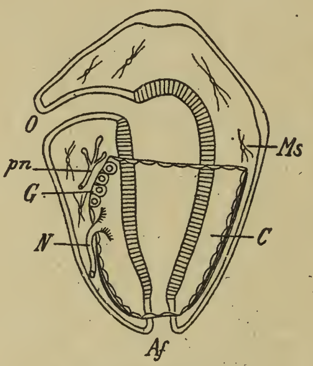


Fig. 34. Schematisches Durchschnittsbild eines *Protostomiers (Zygoneuren)* mit großem Coelomsack *(C)* und wenig Mesenchym *(Ms)*, sowie mit After *(Af)*.

An einer Wandstelle des Coelomsackes die Genitalzellen *(G)*, andere Wandteile haben Muskelfasern produziert. *N* die mit einem Wimpertrichter im Coelom mündende Niere (Metanephridium), das Pronephridium reduziert (Original).

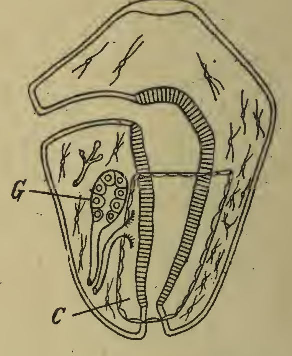


Fig. 35. Schematisches Durchschnittsbild eines *Protostomiers (Zygoneuren)*, bei welchem sich von dem Coelomsack eine besondere Genitaldrüse *(G)* mit besonderem Ausführungsgang abgetrennt hat.

Dient zugleich als Beispiel eines Protostomiers mit reduziertem Coelomsack und sekundär reich entwickeltem Mesenchym (Original).

indem eine schärfere Scheidung von Ectoderm und Mesoderm kaum möglich ist. Als *Mesenchym* bezeichnen O. u. R. Hertwig Komplexe amoeboid gestalteter Zellen, welche von den benachbarten Epithelien ausgewandert sind und ihre äußere Polarität verloren haben.

Bei den *Coelomaten* unter den Metazoen treten nach dem Gastrulastadium bedeutendere Komplikationen und Umgestaltungen ein, und zwar 1. Verlagerung und Veränderung des Prostoma (Hatschek), 2. weitere Komplizierung der Körperschichten durch Entwicklung der Coelomsäcke.

Es lassen sich bezüglich der Achsenverhältnisse und des Prostoma innerhalb der *Coelomata* zwei verschiedene Fälle unterscheiden. Im ersten Falle (*Protostomia,* Fig. 33—35) sehen wir, daß das Vorderende des Tieres dem Apikalpole der Gastrula, nicht aber das Hinterende dem Urmundpole derselben entspricht. Der Urmund erscheint vielmehr bei der Entwicklung

nach der *Bauch*seite verschoben und schließt sich hier von hinten nach vorn, d. h. in der Richtung vom vegetativen zum animalen Pol längs einer medianen Verwachsungsnaht (Raphe) bis auf einen kleinen *vorderen* Rest. Dieser Rest wird im Zusammenhange mit der Ausbildung eines ectodermalen Schlundrohres (Stomodaeums) als Schlundpforte (Stomodaeumpforte) in die Tiefe verlagert. Eine neue (nur den *Platyhelminthes* fehlende) zweite Darmöffnung, der *After*, bildet sich am Hinterende (wird aber nicht selten sekundär verschoben), und zugleich ein ectodermaler Hinterdarm *(Proctodaeum)*.

Im zweiten Falle *(Deuterostomia)* bleibt die Primärachse als Hauptachse des Tieres erhalten. Das definitive Vorderende entspricht dem Apikalpole der Gastrula. Der am *Hinter*ende des Körpers verbleibende Gastrulamund wird zum *After*, während die Mundöffnung an der späteren Ventralseite nahe dem Vorderende neu entsteht; Schlundrohr und Enddarm gehen aus dem Entoderm hervor. Diese Verhältnisse treten bei *Balanoglossus* (Fig. 36) und den jungen *Larven* der *Echinodermen* hervor; bei den ausgebildeten Echinodermen erscheinen dieselben durch die späteren Organverschiebungen verwischt. Bei den *Chordoniern* erscheint das Prostoma nach der Dorsalseite verlagert und schließt sich hier von vorn nach hinten in einer medianen Verwachsungsnaht (Raphe) bis auf einen kleinen *hinteren* Rest, der sekundär an die Ventralseite verschoben zum After wird (Fig. 37), Verhältnisse, die als sekundär zu beurteilen sind. Bei den *Homalopterygiern (Chaetognathen)* endlich schließt sich das Prostoma vollständig; der After entsteht sekundär an der Ventralseite, ist aber wahrscheinlich auf das Prostoma zurückzuführen (Fig. 38).

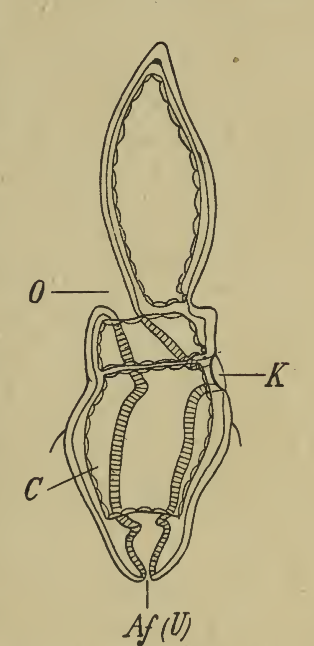


Fig. 36. Schema einer Larve von *Balanoglossus*, eines *Deuterostomiers* (mit Benützung einer Figur von Metschnikoff).

O definitiver Mund, *Af* After (aus dem Urmund hervorgegangen), *C* der hinterste der drei Coelomsäcke, *K* Kiemenspalte. Entoderm schraffiert (Original).

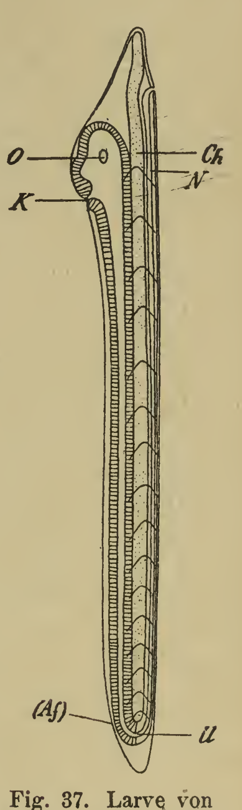


Fig. 37. Larve von *Branchiostoma (Amphioxus)* (Chordonier), eines *Deuterostomiers* (nach Hatschek, schematisiert) nach Durchbruch des Mundes *(O)*,

U Urmund am Übergang des entodermalen Darmrohres in den Rückenmarkskanal *(N)*. *Af* die Stelle, wo später der Urmund als After durchbricht, *K* erste Kiemenspalte, *Ch* Chorda dorsalis.

Was die Körperschichten betrifft, so unterscheidet man bei allen *Coelomaten* ein Mesoderm, welches aus paarigen Epithel- *(Mesepithel-)* Säcken, den *Coelomsäcken*, sowie einem Mesenchym besteht. Letzteres entwickelt sich meist von den Coelomsäcken aus und ist mit diesen gemeinsamen, entodermalen Ursprunges (Entomesoderm). Bei den *Protostomiern* ist außerdem ein primäres Mesenchym zu unterscheiden, das nur in beschränktem Umfange auftritt und entwicklungsgeschichtlich vom Ectoderm in der Umgebung des Stomodaeums entsteht. Es ist das *larvale Ectomesenchym*, welches auf das mesenchymatische Mesoderm der Ctenophoren zu beziehen ist. Den Deuterostomiern scheint es zu fehlen. Die Höhle, welche die von einem Epithel gebildeten Coelomsäcke umschließen, ist das *Coelom* oder die *sekundäre Leibeshöhle*.

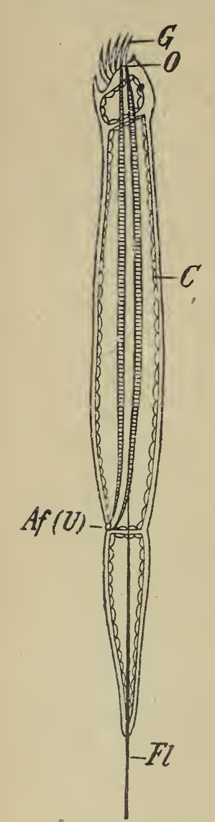


Fig. 38. Schema von *Sagitta* (Homalopterygier).
O definitiver Mund, *Af* After, auf den Urmund zurückzuführen, *C* mittlerer der drei Coelomsäcke. *G* Fanghaken zu Seiten des Mundes. *Fl* horizontaler Flossensaum (Original).

Die Coelomsäcke erhielten eine Öffnung nach außen, die als *Urogenitalöffnung* zu bezeichnen ist. Denn es erscheint nach dem Verhalten des Coelomepithels bei den meisten Coelomaten die Annahme begründet, daß das Coelomsäckchen ursprünglich exkretorische Funktion besaß und in einem Teile die Genitalzellen enthielt, somit als *Urogenitalsäckchen* fungierte.

Bei den *Scoleciden* sind die Coelomsäcke klein und werden durch die Genitaldrüsen (Gonaden) repräsentiert (Hatschek, C. Rabl), während das die primäre Leibeshöhle erfüllende Mesenchym eine relativ reiche Entwicklung zeigt. Die Ausmündungsgänge der Coelomsäcke erscheinen hier als *Genitalgänge* (Fig. 33). Wahrscheinlich ist auch die Niere, das Scolecidennephridium, dem Coelom zuzurechnen und als Abspaltungsprodukt von dem bei den Scoleciden nur als Genitalgang fungierenden Ausmündungsgange des Coeloms anzusehen.

Bei den übrigen Coelomaten sind die Coelomsäcke groß (Fig. 39); ihre äußere Wand legt sich an das Ectoderm und wird als *somatisches* Blatt bezeichnet, die innere, an das Entoderm sich anlegende Wand als *splanchnisches* Blatt unterschieden. Dorsal und ventral gehen jederseits beide Blätter in der Mittellinie ineinander über und bilden hier die *Mesenterien*. Nur ein kleiner Teil der Coelomwand enthält die Genitalprodukte, der größere Teil bildet die Grundlage weiterer Differenzierungen und Organbildungen und ist zum Teil auch exkretorisch. Die Ausführungsgänge der Coelomsäcke fungieren als Niere und dienen zugleich zur Ausleitung der Genitalprodukte, sind somit *Urogenitalgänge* (Fig. 34). In der primären Leibeshöhle findet sich noch Mesenchym, welches jedoch im Zusammenhange mit der reicheren Differenzierung der Coelomsäcke in der Regel zurücktritt, auch vollständig fehlen kann *(Chaetognatha)*. Bei Reduktion

der Coelomsäcke kann wieder reiche Entwicklung des Mesenchyms eintreten (*Mollusca*, vgl. Fig. 35).

Bei metamerischen Formen *(Anneliden, Arthropoden, Vertebraten)* folgen die Coelomsäcke in vielen Paaren, den Metameren entsprechend hintereinander. Die einander zugekehrten Wände der aufeinander folgenden Coelomsäcke bilden die *Dissepimente* (vgl. Fig. 36).

Die Coelomsäcke der Coelomaten (mit Ausnahme der Scoleciden) erfahren noch weitere Komplikationen, insbesonders bei den *Chordoniern.*

Eine sehr allgemein vorkommende Komplikation ist die Abgliederung des die Genitalprodukte enthaltenden Coelomabschnittes als gesonderte *Genitaldrüse* (Fig. 35). Mit derselben steht eine Trennung des Urogenitalganges in einen Genitalgang und Nierenkanal im Zusammenhang. Es folgt aus dieser Entwicklung, daß die Höhle der Genitaldrüse dem Coelom zuzuzählen und der Genitalgang mit dem Nierenkanal gemeinsamen Ursprunges ist.

Bei den Coelomaten finden sich weitere Differenzierungen im Mesenchym durch die sekundäre Entwicklung neuer (wahrscheinlich überall) auf die primäre Leibeshöhle zurückzuführender Hohlraumsysteme, der *Lymphräume*, und (mit Ausnahme der meisten Scoleciden) des *Blutgefäßsystems* (Fig. 39).

Coelom, primäre Leibeshöhle und Gefäßsystem können sich sekundär miteinander vereinigen *(Arthropoda).*

Fig. 39. Schematischer Querschnitt durch einen *Anneliden.*

D Darm, *Bl* Blastocoel mit Mesenchymzellen, *C* Coelom, *sb* somatisches Blatt, *spl* splanchnisches Blatt, *m* Mesenterium, *V* Blutgefäß (Original).

Entwicklungsgeschichtlich entsteht das Entoderm durch Einstülpung vom Blastulaepithel; ursprünglich durch weitere Faltenbildung vom Entoderm aus bilden sich die Coelomsäcke und deren weitere Differenzierungen. Somit erweist sich wie bei den Protozoen in noch augenfälligerer Weise *bei den Metazoen die innere Flächenentwicklung als Charakter tierischer Organisation.*

Ectoderm und Entoderm erscheinen bei allen Metazoen als homologe Bildungen, wie dies am eingehendsten von E. Haeckel in der *Gastraeatheorie* erörtert wurde. Nach dieser Theorie stammen alle Metazoen von einer der Gastrula im wesentlichen gleichenden Stammform ab, welche von Haeckel als *Gastraea* bezeichnet wird. Bezüglich des Mesoderms kann eine Homologie innerhalb der Coelomaten nicht in gleicher Weise sicher begründet und nur teilweise auf das Mesoderm der Coelenteraten (so das larvale Ectomesenchym der Protostomier auf das mesenchymatische Mesoderm der Ctenophoren) ausgedehnt werden. Was die Coelomsäcke betrifft, so sind sie vom Gastrovascularapparat der Coelenteraten (Leuckart) ableitbar (*Coelomtheorie* Hertwig).

Differenzierungen der Zelle. Gewebe.

Die Zelle erscheint sowohl bei einzelligen als vielzelligen Tieren in verschiedener Weise und Vollkommenheit im Zusammenhange mit ihren besonderen Leistungen differenziert. Diese Differenzierungen vollziehen sich sämtlich im Cytoplasma, während der Kern als eine Art embryonales Organ und Träger der primären Qualitäten der Zelle erscheint. Die differenzierten Teile der Zelle sind deren Organe und können *Zellorgane* oder *Organula* genannt werden.

Bei den Einzelligen *(Protozoen)* sind verschiedenartige Differenzierungen als Ausdruck einer weitgehenden Arbeitsteilung innerhalb *einer* Zelle zu beobachten. Bei den Vielzelligen *(Metazoen)* dagegen finden sich die verschiedenen Arbeiten auf bestimmte Zellgruppen verteilt und letztere je nach der besonderen Funktion in dieser einen Richtung entsprechend differenziert. Mit der Beschränkung auf eine Hauptleistung ergibt sich eine größere Vollkommenheit in der betreffenden Differenzierung der Zellen. Die Komplexe gleichdifferenzierter Zellen werden mit Bezug auf ihren zelligen Aufbau und die Eigenart ihrer Struktur als Gewebe bezeichnet. Die besondere Disziplin, welche sich mit dem Studium der Zelle und der Gewebe beschäftigt, heißt *Gewebelehre* oder *Histologie.*[1])

Die Zellen eines Gewebes sind untereinander entweder durch Protoplasmafortsätze oder aber durch eine Kittsubstanz verbunden, seltener einfach verfilzt.

Unter den in einer Zelle zu beobachtenden Bildungen sind zu unterscheiden 1. solche, welche aus Differenzierungen des Plasmas selbst hervorgegangen sind *(Plasmadifferenzierungen),* und 2. solche, die als Produkte des Plasmas erscheinen *(Plasmaprodukte).*

Als wichtigste *Plasmadifferenzierungen* sind anzuführen die Pseudopodien, die als Wimpern (Cilien) oder Geißeln bekannten beweglichen Anhänge, die sog. Stäbchen, Sinnesfäden, ferner die kontraktilen Muskelfibrillen, die reizleitenden Nervenfibrillen, nach manchen Forschern auch die Bindegewebsfibrillen.

Von *Plasmaprodukten* sind die wichtigsten: 1. Äußere feste Abscheidungen, welche der Zellmembran entsprechen und Hüllen bilden, die als *Cuticula* (auch *Pellicula,* wenn sie die Zelle allseitig umschließen) bekannt sind. 2. Innere Skelete, so die Kieselskelete der Radiolarien, die Kalknadeln der Schwämme. 3. Pigmentkörner, d. h. Farbstoffkörner. 4. Flüssig-

---

[1]) Th. Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen. Berlin 1839. Fr. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857. H. Fol, Lehrbuch der vergleichenden mikroskop. Anatomie. Leipzig 1896. A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl., 3 Bde. III. Bd. von V. v. Ebner. Leipzig 1889—1902. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

keitsvakuolen, lokale Ansammlungen von Flüssigkeit. 5. Gasvakuolen, welche durch einen Sekretionsprozeß des Cytoplasmas wie die Flüssigkeitsvakuolen produziert werden (*Arcella*, *Siphonophoren*, Schwimmblase der Fische). 6. Sekrete verschiedener Art, z. B. Schleimtröpfchen etc. 7. Fetttröpfchen, Glycogen, Eiweißschollen als Umsatzprodukte des Stoffwechsels, Kristalle. 8. Exkretkörnchen. 9. Kapselartige Gebilde mit ausschleuderbaren Fäden, wie die Nesselkapseln (Cniden) der *Cnidosporidier* und *Cnidarier* (Polypen und Medusen), und die stäbchenförmigen, zu einem Faden ausschnellenden Trichocysten einiger *Ciliaten*.

Die differenzierte Zelle hat die Fähigkeit, ihre Differenzierungen aufzugeben und den Charakter einer nicht differenzierten Zelle anzunehmen. Diese Erscheinung wurde als Rückbildung (Kataplasis Haeckel), auch Rückdifferenzierung (Hatschek), die Erscheinung der Differenzierung auch als Aufdifferenzierung (Aufbildung, Anaplasis) bezeichnet. Sowohl bei den Protozoen als Metazoen sind Rückdifferenzierungen verbreitet.

Die Gewebe betreffend, ist zu berücksichtigen:

Die Art der Zellagerung.

In dieser Beziehung sind zu unterscheiden 1. *epitheliale* Gewebe, 2. *epitheloide* Gewebe, 3. *mesenchymatische* Gewebe.

Als *epitheliale* Gewebe (Epithelien) werden in der Fläche angeordnete Zellkomplexe bezeichnet, welche die äußeren und inneren Flächen des Körpers bekleiden. Das Epithel ist die ursprünglichste Gewebsform und bereits im Blastulastadium zu finden. An jeder Epithelzelle ist eine freie und eine basale Fläche zu unterscheiden. Diese Polarität der Epithelzelle (Hatschek) ist auf die Polarität der Einzelligen zurückzuführen. Als ihr Ausdruck erscheint das Auftreten von Wimpern und Stäbchen nur an der freien Fläche, jenes von Muskel- und Nervenfibrillen an der Basalseite.

Epitheloide Gewebe nennt man solche, welche von einem Epithel durch Ablösung oder Abspaltung hervorgegangen sind, den epithelialen Ursprung und die Polarität ihrer Zellen jedoch mehr oder minder verwischt dokumentieren.

Als *mesenchymatische* Gewebe werden nach dem Vorgange von O. und R. Hertwig jene Gewebe bezeichnet, bei denen die Zellen amoeboiden Charakter aufweisen und ihre äußere Polarität verlieren. Sie entstehen durch Auswandern einzelner Zellen aus einem Epithel. Mesenchymzellen können sich wieder sekundär zu einem Epithel anordnen.

Einteilung der Gewebe.

Bei der Einteilung der Gewebe muß vom physiologischen Gesichtspunkte ausgegangen werden, da mit der besonderen Art der Leistung die eigentümliche strukturelle Ausbildung der Zellen zusammenhängt. Sekundär

werden die verschiedenen Formen der Zellagerung dabei zu berücksichtigen sein. Darnach sind folgende Gewebe zu unterscheiden: 1. Deck- und Drüsengewebe; 2. Stützgewebe (Bindegewebe); 3. Muskelgewebe; 4. Nervengewebe; endlich sind im Körper noch zu finden: 5. freie Zellen; 6. die Genitalzellen.

1. Deck- und Drüsengewebe.

Die Gewebe, welche die Bedeckung der äußeren und inneren Flächen des Körpers bilden, werden als Deckgewebe bezeichnet. Die Zellagerung ist stets eine epitheliale. Aus den Beziehungen der Deckgewebe als Schutzdecke leiten sich die Abscheidungen ab, so daß das Drüsengewebe im engsten Anschlusse hieherzustellen ist.

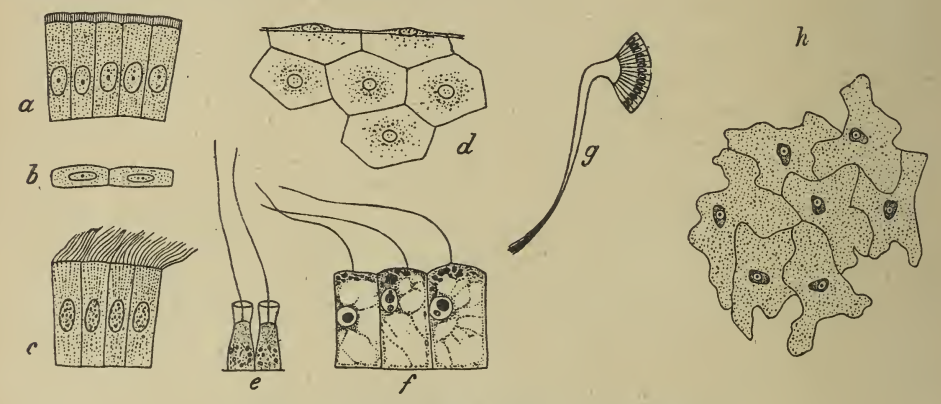


Fig. 40. Verschiedene Formen von Epithelien.

a cylindrisches Stäbchenepithel (aus dem Dünndarm); *b* Pflasterepithel; *c* cylindrisches Wimperepithel; *d* Plattenepithel, auch von der Fläche gesehen (*a, b, c, d* Original); *e* Kragenzellen einer Spongie *(Sycandra)*, *f* Geißelepithelzellen des Entoderms eines Hydroiden *(Cordylophora)* (*e* und *f* nach Fr. E. Schulze); *g* Flimmerplatte einer Rippenqualle im Schnitt (nach Chun), *h* Epithel des Mantels von *Cuspidaria*, einer Muschel, Flächenansicht (nach Grobben).

Man unterscheidet zunächst *einschichtiges* und mehrschichtiges *(geschichtetes)* Epithel. Bei ersterem setzt sich das Epithel aus einer einfachen Zellage zusammen; im Querschnitt erscheinen die Zellen infolge ihrer Nebeneinanderlagerung polygonal, selten sind sie verzahnt (Fig. 40 *h*). Höhe und Breite sind variabel und nach der Variation in diesen Verhältnissen unterscheidet man ein *Plattenepithel,* wenn die Zellen plattenförmig abgeflacht sind und nur die Stelle mit dem Kern als Erhöhung vortritt (Fig. 40 *d*); beim *Pflasterepithel* sind die Zellen etwas höher, doch überwiegt noch die Breite (Fig. 40 *b*). Als *kubisches Epithel* wird jenes bezeichnet, bei welchem im Schnitt Höhe und Breite der Zellen gleich sind (Fig. 41 *b*). Übertrifft die Zellhöhe die Breite, so heißt ein derartiges Epithel ein *Cylinderepithel* (Fig. 40 *a*). Das geschichtete Epithel baut sich aus mehreren, zuweilen sehr zahlreichen Zellagen auf Fig. 44 *c*). Dabei bestehen in der Regel die tieferen Lagen aus höheren Zellen, während gegen die Oberfläche eine Abflachung und Verbreiterung der Zellen eintritt. Auch

erscheinen die oberen Zellagen häufig in chemischer Beziehung verändert (verhornt); die oberen Schichten werden abgestoßen und durch die nach-

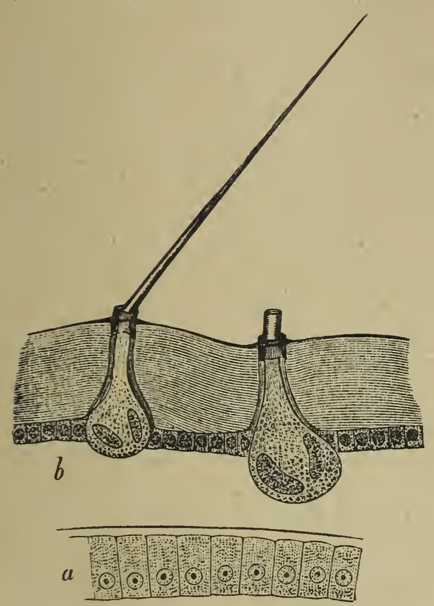


Fig. 41. Cuticula und Hypodermis
a der *Corethra*-Larve, *b* einer *Gastropacha*-Raupe mit zwei Giftdrüsen unterhalb zweier Haarborsten.

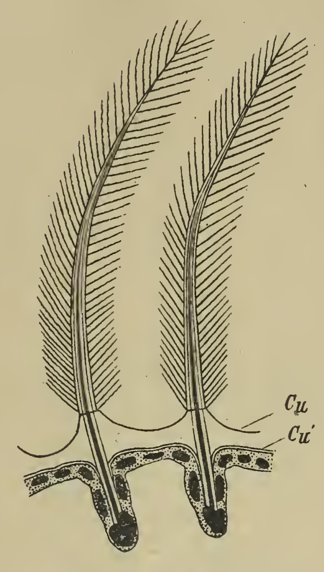


Fig. 42. *Cu* Cuticula mit Borsten im Zustande der Häutung von *Branchipus*. *Cu'* neugebildete Cuticula.

rückenden unteren ersetzt. Mächtige geschichtete Lagen von verhornten und fest miteinander vereinigten Plattenzellen führen zu der Entstehung von Hartgebilden (Nägel, Krallen, Hufe, Haare, Federn, Schuppen), welche als äußeres Schutzskelet fungieren. Doch gibt es auch geschichtetes Epithel, bei welchem die oberste Lage aus bewimperten Cylinderzellen besteht, während unterhalb niedere Zellformen folgen (sog. *geschichtetes Flimmerepithel*).

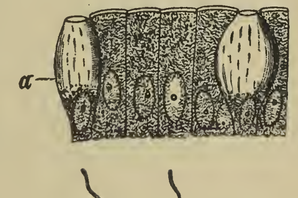




Fig. 43. Einzellige Drüsen.
a Becherzellen im Dickdarmepithel eines Falken (nach F. E. Schulze), *b* vom Maikäfer mit cuticularem Ausführungsgang (nach Leydig).

Die Epithelien können an ihrer freien Fläche auch besonders plasmatische Differenzierungen besitzen, so Geißeln, Flimmern, Stäbchen, Härchen. Darnach wird ein Epithel als *Geißel-*; *Wimper-* oder *Flimmerepithel*, als *Stäbchenepithel* benannt (Fig. 40); härchen- und stäbchenartige Aufsätze treten an *Sinnesepithelien* auf. Geißeln sind lange peitschenartige, bewegliche Anhänge, die meist in der Einzahl, selten in größerer Zahl an einer Zelle auftreten. Eine besondere Form von Geißelepithel findet sich bei den Spongien *(Kragenzellenepithel)*; um die Basis der Geißel ist hier (wie bei den Choanoflagellaten) ein Plasmakragen entwickelt (Fig. 40 *e*). Flimmern

oder Wimpern (Cilien) sind mehr kurze, lebhaft bewegliche Anhänge, die meist in großer Zahl an einer Zelle auftreten. Auch können mehrere Zellen sich an der Herstellung *einer* Wimperplatte beteiligen (Fig. 40 *g*). Als Stäbchenschichte *(Stäbchencuticula)* wird jene Differenzierung an der freien Seite von Epithelien bezeichnet, bei welcher das Protoplasma eine parallele, senkrecht zur Oberfläche gerichtete Anordnung zu Stäbchen aufweist (Zellen des Dünndarms, Fig. 40 *a*).

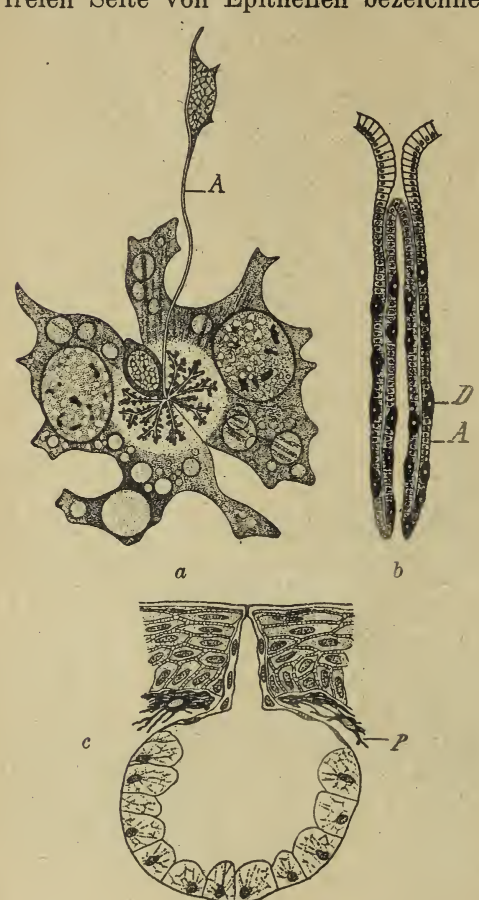


Fig. 44. Verschiedene Formen vielzelliger Drüsen.

a Dreizellige Drüse von *Phronima* (nach Zimmermann), *A* Ausführungsgang; *b* dichotomische Labdrüse (tubulös) aus dem Magen einer Katze (kombiniert nach Toldt), *D* delomorphe, *A* adelomorphe Drüsenzellen; *c* Hautdrüse (acinös) vom Frosch, mit einem Stück des geschichteten Hautepithels, *P* Pigmentzellen der Unterhaut (Original).

An der freien Fläche der Epithelzellen kann aber auch ein festes Plasmaprodukt als Abscheidung oder Umbildung des Plasmas auftreten, die *Cuticula,* welche morphologisch einer einseitig gebildeten Zellmembran entspricht. Die Cuticula ist entweder zart und homogen oder dick und geschichtet (Fig. 41, 42). Dadurch, daß alle Zellen eines Epithels diese Cuticula bilden, entstehen zusammenhängende cuticulare Membranen, an welchen zuweilen ihre Entstehung aus einzelnen Zellen zum Ausdruck gelangt und die sich entsprechend den Fortsätzen bestimmter Zellen in Form von Haaren und Borsten erheben können. Das Epithel wird im Falle der Bildung einer Cuticula auch als *Hypodermis* oder *Matrix* bezeichnet. Das durch Aufnahme von Kalksalzen zuweilen sehr harte Chitinskelet der Arthropoden, die Schale der Mollusken sind cuticulare Gebilde, desgleichen der Schmelz des Wirbeltierzahnes; letzterer besteht aus senkrecht zur Oberfläche des Zahnes aufgesetzten Prismen, von denen jedes dem Produkt einer Zelle des sog. Schmelzorganes (Schmelzepithels) entspricht.

Die cuticularen Häute bleiben den unterliegenden Zellen ihrer Matrix entweder dicht angelagert oder heben sich z. B. als schützende Röhren und Gehäuse ab *(Hydroidpolypen, Mollusken).* Cuticularmembranen können auch an der Basis des **Epithels** *(Basalmembran)* **oder** im Inneren

von Epithelzellen (z. B. cuticulare Röhrchen einzelliger Drüsen bei Insekten) auftreten.

Drüsenepithelien scheiden Produkte (*Secrete;* als *Excrete* werden die spezifischen Absonderungsprodukte der Niere unterschieden) flüssiger, selten gasförmiger Natur (Gasdrüsen in der Luftkammer der *Siphonophoren* und der Schwimmblase der Fische) oder auch in Form von Körnchen ab, die zuweilen das Innere solcher Zellen erfüllen. Es können bloß einzelne Zellen drüsig differenziert sein (*einzellige* Drüsen) oder es baut sich eine Drüse aus vielen Zellen auf (*vielzellige* Drüsen).

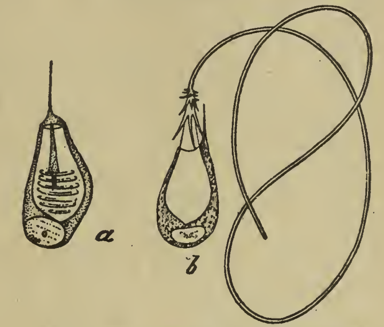


Fig. 45. Nesselkapselzellen des Süßwasserpolypen *(Hydra oligactis)*.
a Nesselkapsel geschlossen, *b* gesprengt, mit ausgestülptem Faden. Am oberen Zellende das Cnidocil (nach F. E. Schulze).

Die *einzellige* Drüse (Fig. 43) erscheint in einfacher Form als sog. Becherzelle. Es kann aber die Drüsenzelle mit der Hauptmasse aus der Reihe der übrigen Epithelzellen in die Tiefe rücken und nur mit einem dünnen Fortsatze, der sich dann gewöhnlich als Ausführungsgang besonders differenziert, an die Oberfläche reichen.

Die *vielzellige* Drüse (Fig. 44) entsteht durch drüsige Differenzierung zahlreicher nebeneinanderstehender Epithelzellen. Dann tritt in der Regel eine Einstülpung dieser Epithelstelle und zugleich die Ausbildung eines ausführenden Abschnittes ein. Je nachdem die Einstülpung schlauchförmig oder am Ende kugelig aufgetrieben ist, werden die Drüsen als *tubulöse* und *acinöse* unterschieden. Die größeren und komplizierteren Drüsen sind auf dem Wege fortgesetzter Einstülpung abzuleiten. Bei vielzelligen Drüsen sammelt sich das Drüsensecret im Hohlraum der Drüse und wird durch den Ausführungsgang ausgeleitet. In manchen Fällen ist die Absonderung an den Zerfall und Untergang von Drüsenzellen geknüpft, deren Substanz in der Secretbildung aufgeht. Dann ist das Epithel der Drüse meist mehrschichtig und eine Regeneration aus den tieferen Zellschichten nachweisbar.

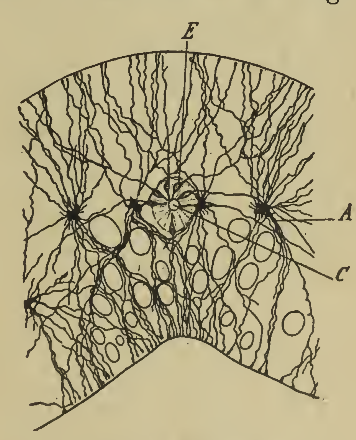


Fig. 46. Mittelteil eines Rückenmark-Querschnittes von *Petromyzon*.
C Zentralkanal des Rückenmarkes, *E* Ependymzellen, *A* Astrocyten der Neuroglia (nach Lenhossék).

Es möge bei dieser Gelegenheit bemerkt werden, daß gewisse drüsige Organe (so die Schilddrüse, Nebenniere, Hypophysis der Wirbeltiere) keinen Ausführungsgang besitzen, somit ihr Secret nicht nach außen entfernen. Sie geben aber auf dem Wege der Blutbahn Stoffe (sog. *Hormone*) an den

Körper ab, die für das normale Funktionieren des Körpers von großer Bedeutung sind und deren Ausfall schwere Störungen im Körper hervorruft; diese Secretion wird als *innere Secretion* bezeichnet. So ruft z. B. Entfernung der Thyreoidea Kretinismus und Wachstumsstörungen hervor.

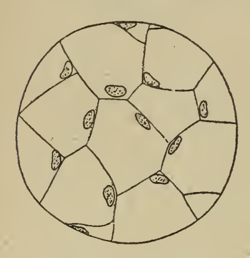


Fig. 47. Chordagewebe. Schnitt durch die Chorda dorsalis einer *Salamander*larve (Original).

An die Drüsenzellen reihen sich die Nesselkapselzellen (Cnidoblasten) der *Cnidarien* an (Fig. 45).

Die Nesselkapseln *(Cniden)* sind hellglänzende, mit Secret gefüllte Kapseln, welche im Inneren einen aufgerollten, fast immer mit Dornen besetzten Faden enthalten. Auf einen auf den Sinnesfortsatz (Cnidocil) des Cnidoblasten ausgeübten Reiz hin explodiert die Kapsel, wobei der Faden ausgestülpt und das Secret (als Hypnotoxin bezeichnet) entleert wird, das lähmend auf andere Organismen wirkt. Die Nesselkapseln entstehen als Secretionsprodukt in den Cnidoblasten.

2. Stützgewebe (Bindegewebe).

Das Stützgewebe wird von Zellkomplexen gebildet, welche zur Verbindung und Stütze der übrigen Gewebe dienen. Die Arten des Bindegewebes sind sehr mannigfaltig, sowohl nach ihrer Form, als auch nach ihren chemischen und physikalischen Eigenschaften. Histologisch ist das Bindegewebe dadurch charakterisiert, daß die Zellen entweder in ihrem Inneren eingelagerte Stützfasern besitzen (Neuroglia, reticuläres Bindegewebe), oder aber an ihrer Oberfläche durch Umwandlung des Plasmas Substanzen erzeugen, die entweder Zellmembranen sind oder zwischen den Zellen als sog. *Intercellularsubstanz* oder *Grundsubstanz* des Stützgewebes erscheinen. Die Fibrillen oder Fasern (Stützfasern), welche zuweilen in der Grundsubstanz vorkommen, sind als Differenzierungen der Grundsubstanz anzusehen (nach anderen Angaben entstehen die Fibrillen intracellulär). Die Zellagerung ist selten eine epitheliale (Ependymzellen der Neuroglia), in der Regel eine mesenchymatische.

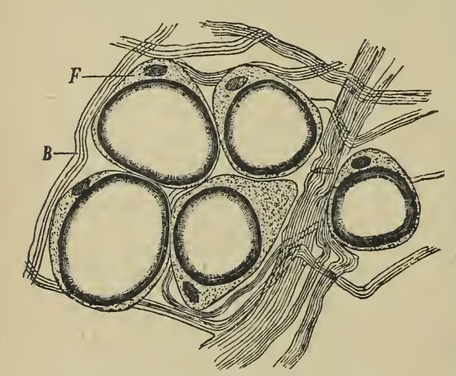


Fig. 48. Fettgewebe vom Hund (nach Ranvier).
F Fettzellen, *B* Bindegewebsfibrillenbündel.

Es läßt sich eine Reihe von Stützgewebsformen unterscheiden.

Neuroglia. Die Neuroglia (Fig. 46), das eigenartige Stützgewebe des Nervensystems, geht aus dem ectodermalen Epithel hervor. Sie besteht aus Zellen, die in der äußeren Schichte ihres Protoplasmas Stützfasern (Gliafasern) produzieren. Die Neuroglia tritt erstens in Form von Stützepithelien

(wie die Ependymzellen) auf, welche entweder das ganze Nervensystem durchsetzen oder mit ihrer Basis sich frei innerhalb des Nervensystems in Fasern führende Fortsätze verästeln. Im anderen Falle rücken die Zellen vollständig in das Nervensystem hinein und sind dann sternförmig (sog. Astrocyten) mit dem Charakter von Mesenchymzellen. Bei den Astrocyten gehen im ganzen Umkreise der Zelle gleichmäßig dicke, gestreckt verlaufende Fortsätze mit Stützfasern aus, welche sich mit jenen benachbarter Zellen zu einem Filzwerk verflechten.

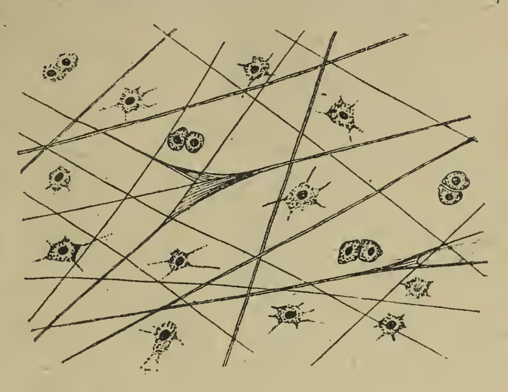


Fig. 49. Gallertgewebe des Schirmes von *Pilema (Rhizostoma)* (Scyphomeduse) mit Zellen und Fasern (Original).

Zelliges (chordoides) Bindegewebe. Es besteht aus gewöhnlich vakuolisierten Zellen, bei denen die Stützsubstanz von der Zellmembran gebildet wird, und die mangels einer Interzellularsubstanz isolierbar sind. Solches Bindegewebe findet sich bei Mollusken, ferner in der Chorda dorsalis der Vertebraten (Fig. 47). Auch die entodermalen Achsenzellen der soliden Tentakel bei Hydroiden zeigen diesen Charakter. Hier reiht sich das *Fettgewebe* (Fig. 48) der Vertebraten an; die Stelle der Vakuolen wird im Fettgewebe von einer oder mehreren Fettkugeln eingenommen.



Fig. 50. Reticuläres Bindegewebe aus einer Lymphdrüse der Katze (nach M. Heidenhain).

Das *Gallert-* oder *Schleimgewebe* (Fig. 49) charakterisiert sich durch eine sehr reichliche und wasserreiche, infolge davon weiche hyaline Zwischensubstanz, in welche die Bildungszellen eingelagert sind. Letztere sind rundlich oder in Fortsätze ausgezogen, durch die sie mit benachbarten Zellen zusammenhängen. In der Zwischensubstanz kommen zuweilen elastische Fasern vor, die auch zu Netzen miteinander vereinigt sind. Beim Auftreten solcher Fasern und Fasernetze gewinnt das Gallertgewebe eine festere Beschaffenheit. Gallertgewebe findet sich bei Heteropoden; aus solchem besteht die Scheibenmasse der Scyphomedusen, die Stützsubstanz der Spongien, der Mantel der Tunicaten, das sog. Secretgewebe der Echinodermenlarven und Rippenquallen.

Das *reticuläre Bindegewebe* stellt sich als ein Netzwerk verästelter anastomosierender Zellen dar, in deren äußerer Plasmaschichte stellen-

weise untereinander verbundene Bindesubstanzfibrillen ähnlich wie bei der Neuroglia verlaufen (Fig. 50). Es findet sich in den Lymphdrüsen.

Fibrilläres Bindegewebe ist durch das Vorhandensein zahlreicher feiner Fibrillen in der homogenen Grundsubstanz ausgezeichnet. Der Verlauf dieser Fibrillen ist entweder ein paralleler oder in verschiedenen Richtungen gekreuzter. Die Zellen (sog. Bindegewebskörperchen) finden sich in der Grundsubstanz eingelagert. Sie sind von spindelförmiger oder verästelter Gestalt. Gekreuzter Fibrillenverlauf findet sich bei lockerem (Fig. 51), paralleler bei strafferem (Fig. 52) Bindegewebe (Sehnengewebe).



Fig. 51. Lockeres fibrilläres Bindegewebe (intermuskuläres Bindegewebe vom Kalb). In der homogenen Grundsubstanz Bindegewebsfibrillenbündel *(Bf)*, *EF* elastische Fasern, *Bz* Bindegewebszellen (nach Schiefferdecker und Kossel, etwas verändert).

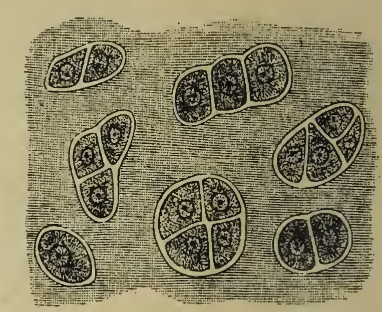


Fig. 53. Hyalinknorpel.

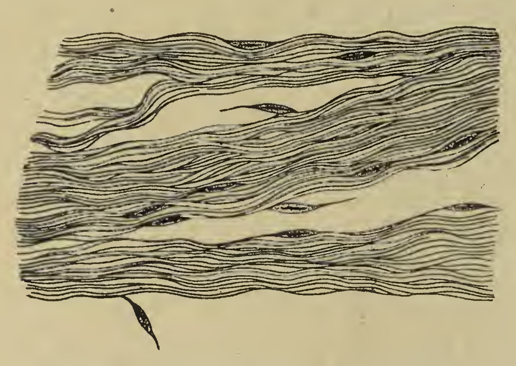


Fig. 52. Sehnengewebe vom Menschen (nach Rollett).

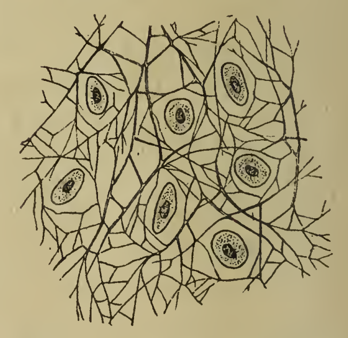


Fig. 54. Netzknorpel vom Ohr des Kalbes (Original).

Fibrilläres Bindegewebe tritt bei Actinien, bei Arthropoden, sehr verbreitet bei Wirbeltieren auf. Bei letzteren (Fig. 51, 52) erweisen sich die Fibrillen in Bündel vereint, quellen bei Behandlung mit Säuren und Alkalien auf und geben beim Kochen Leim. Daneben tritt eine zweite Art von Fasern auf, die beim Kochen nicht Leim geben und bei obiger Behandlung nicht

aufquellen. Sie besitzen größeren Glanz, gelbliche Farbe und treten einzeln oder aber zu Netzen vereinigt auf. Sie werden als *elastische Fasern* bezeichnet, da sie sich beim Zerreißen schraubenartig einrollen. Treten elastische Fasern in größerer Menge auf, so zeigt solches Bindegewebe eine gelbe Färbung (Ligamenta flava der Wirbelsäule); auch können sie verbreitert und zu durchlöcherten Häuten (gefensterte Membranen) verbunden sein (Arterienwand).

Das *Knorpelgewebe* zeichnet sich durch größere Rigidität der chondrinhältigen Grundsubstanz aus und erscheint zur Skeletbildung verwendet *(Wirbeltiere, Mollusken, Sabelliden).* Die Knorpelzellen oder Knorpelkörperchen sind in der Grundsubstanz eingelagert, seltener verästelt und miteinander mittels der Verästelungen im Zusammenhang *(Cephalopoden*



Fig. 55.
Knorpelknochen von einem Selachier.



Fig. 56. Vesiculöses (chondroides) Bindegewebe vom Flußkrebs (Original).

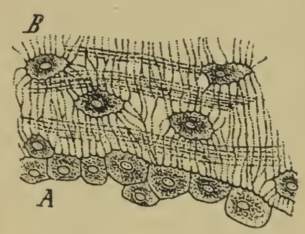


Fig. 57. Knochengewebe.
A Osteoblasten als epithelartiger Zellbelag, *B* Knochenzellen in der lamellösen Grundsubstanz (nach Gegenbaur).

und manche *Selachier),* in der Regel rundlich (Fig. 53). Der Knorpel der Vertebraten weist in der Grundsubstanz leimgebende Fibrillen auf. Der *Hyalinknorpel* ist durch reichliche hyaline Grundsubstanz ausgezeichnet. Wenn elastische Fasern oder gar elastische Fasernetze in der Knorpelgrundsubstanz ausgebildet sind, so nennt man solchen Knorpel *elastischen Knorpel* oder *Netzknorpel* (Knorpel der Ohrmuschel, Fig. 54). Hyaliner Knorpel gibt beim Kochen *Chondrin,* ein Gemenge von Leim, das den leimgebenden Fibrillen entstammt, und von Mucin der Zwischensubstanz. Als *Parenchymknorpel* wird Knorpel mit nur geringer Menge von Interzellularsubstanz unterschieden; er findet sich bei *Cyclostomen, Gastropoden,* in den Tentakeln der *Sabelliden.*

Es gibt endlich Knorpel, in dessen Grundsubstanz Kalkkrümel abgelagert sind oder ein Netz von Kalksubstanz zur Ausbildung gelangt. Solcher Knorpel wird als *verkalkter* Knorpel oder *Knorpelknochen* bezeichnet (Fig. 55). Er findet sich im Skelete der *Selachier.*

Peripherisch geht der Knorpel in eine bindegewebige Haut, das *Perichondrium,* über.

Das *vesiculöse (chondroide) Bindegewebe,* das bei Crustaceen verbreitet vorkommt, ist durch zufolge Vakuolisierung blasige Beschaffenheit seiner Zellen und nur geringe Menge von Interzellularsubstanz charakterisiert (Fig. 56); es schließt sich dem Parenchymknorpel an.

Das *Knochengewebe* (Fig. 57) ist die festeste Form des Bindegewebes, aus dem sich das Skelet der meisten Wirbeltiere aufbaut. Die Grundsubstanz besteht aus leimgebenden unverkalkten, äußerst feinen Fibrillen, die in sich kreuzenden Bündeln angeordnet, durch eine verkalkte Kittsubstanz verbunden werden. Die anorganischen Bestandteile, die Knochenerde, ist ein Gemenge von phosphorsaurem Kalk als Hauptbestandteil, mit kohlensaurem Kalk, Fluorcalcium, Magnesia. Die organische fibrilläre Grundsubstanz des Knochens (das Osseïn) gibt beim Kochen Leim. Außerdem sind im Knochen auch elastische Fasern gefunden worden. Die Bildungszellen (Knochenzellen oder Knochenkörperchen) sind in der Regel in die Grundsubstanz eingelagert und besitzen allseitig zahlreiche sich verästelnde Ausläufer, durch die sie untereinander in Verbindung stehen. Es gibt jedoch auch Knochen, bei dem die Zellen epithelartig außen der Grundsubstanz anlagern und bloß mit ihren langen Fortsätzen in diese hineinragen. Letztere Form des Knochengewebes findet sich im Skelete mancher Fische und bildet die Hauptmasse des Wirbeltierzahnes, das *Zahnbein (Dentin).* Das Dentin (Fig. 58) wird von mächtigen, im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche des Zahnes verlaufenden, sich auch verästelnden Ausläufern der Bildungszellen (hier *Odontoblasten* genannt) durchsetzt, welche dem Dentin gegen die Pulpa in epithelartiger Anordnung ansitzen.

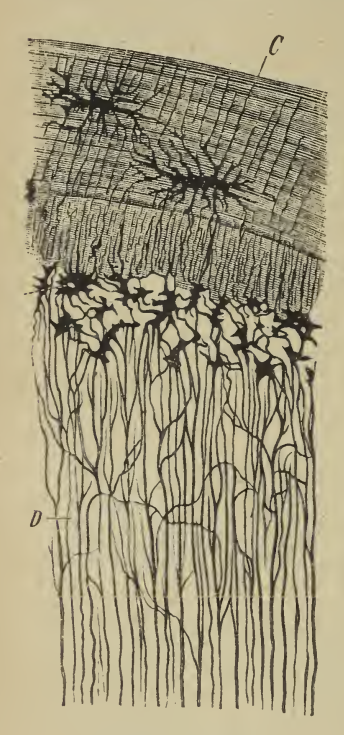


Fig. 58. Schliff durch ein Stück Zahnwurzel.
C Cement, *D* Dentin mit Zahnröhrchen (nach Kölliker).

Knochengewebe mit in die Grundsubstanz eingelagerten, allseitig verästelten Knochenzellen ist das sonst verbreitete. Solcher Knochen (Fig. 59, 60) erscheint aus Lamellen aufgebaut, die parallel zur inneren und äußeren Oberfläche des Knochens angeordnet sind. Die äußere Oberfläche des Knochens wird von der *Beinhaut (Periost)* umhüllt, die Innenräume sind die sog. Markräume. Die kompakte Substanz des Knochens wird von einem System schmaler anastomosierender Kanälchen (H a v e r s sche Kanäle) durchsetzt, welche die Blutgefäße sowie Nerven führen und einerseits in die Markräume, andererseits an der Oberfläche der Knochen münden; die H a v e r s schen Kanäle haben in den langen oder Röhrenknochen einen zur Längsachse

des Knochens parallelen Verlauf. Um dieselben sind die Knochenlamellen konzentrisch angeordnet und diese Lamellen werden als Haverssche La-

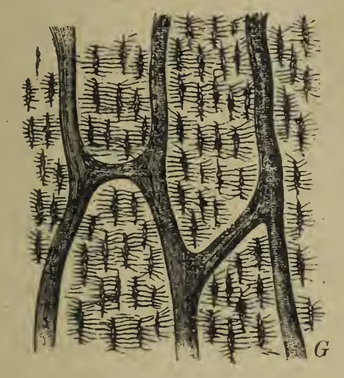


Fig. 59. Längsschliff durch einen Röhrenknochen.
G Haverssche Kanäle (nach Kölliker).

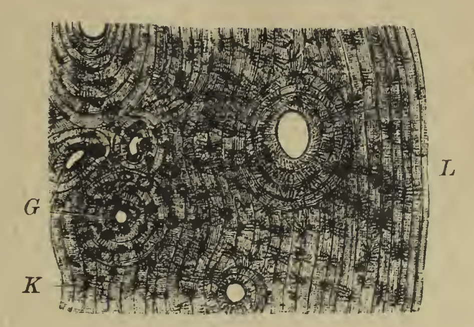


Fig. 60. Querschnitt durch einen Röhrenknochen.
K Knochenkörperchen, *G* Gefäßkanälchen (Haverssche Kanäle), *L* Lamellen (nach Kölliker).

mellen unterschieden gegenüber den sog. Grundlamellen oder umfassenden Lamellen, die parallel zur äußeren Oberfläche und Markhöhle verlaufen.

Die Schichtung des Knochengewebes erklärt sich aus der Entwicklung und ist die Folge einer schichtenweisen Ablagerung der Knochensubstanz. Die Bildungszellen *(Osteoblasten)* finden sich an der ganzen Außenfläche des Knochens, desgleichen in den Markräumen und Haversschen Kanälen als epithelartiger Zellbelag (Fig. 57). Mit der Bildung der Zwischensubstanz gelangen einzelne Osteoblasten in diese hinein und werden zu den sog. Knochenkörperchen, die somit nichts anderes als in die Grundsubstanz eingeschlossene Osteoblasten sind.

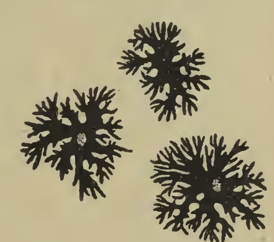


Fig. 61. Pigmentzellen aus der Haut von *Nemachilus barbatula.*

Die knöchernen Teile des Wirbeltierkörpers sind entweder durch Bindegewebe oder Knorpelgewebe präformiert. Erst später tritt Knochengewebe an ihre Stelle durch einen Prozeß, der als Ossifikation (Verknöcherung) bekannt ist. Bindegewebe soll direkt verknöchern. Bei der Bildung des Knochens aus Knorpel wird das Knorpelgewebe zerstört und es baut sich aus embryonalen Bindegewebszellen (Osteoblasten) an Stelle des zerstörten Knorpels Knochensubstanz auf; die durch Zerstörung des Knorpels freigewordenen Knorpelzellen treten nicht in die Reihe der Osteoblasten ein.

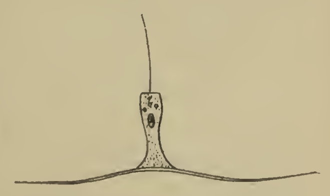


Fig. 62. Epithelmuskelzelle einer *Actinie.*
(nach Hertwig).

Dem Bindegewebe werden sich am besten die isolierten formveränderlichen (amoeboiden) Mesenchymzellen (Wanderzellen) anreihen lassen, ferner die mesenchymatischen verzweigten *Pigment*zellen (Fig. 61), auf

deren intrazellulären Körnchenwanderung und der dadurch bewirkten verschiedenen Pigmentverteilung der Farbenwechsel vieler Tiere (Wirbeltiere, Krebse) beruht.

3. Muskelgewebe.

Das Muskelgewebe besteht aus Zellkomplexen, in denen die allen Zellen eigene Kontraktilität in erhöhtem Maße zur Erscheinung kommt zufolge Ausbildung besonderer, in ihrer Längsrichtung kontraktiler Fibrillen (Muskelfibrillen), die sich bei der Kontraktion verkürzen und verdicken. Die Muskelfibrillen sind Differenzierungen des Cytoplasmas und erscheinen entweder homogen *(glatt)* oder *quergestreift.* In den sog. glatten Muskelfibrillen (Fig. 62 und 67) ist die kontraktile Substanz gleichmäßig entwickelt; an den quergestreiften (Fig. 65, 66) lassen sich zwei Substanzen, eine doppeltbrechende und eine einfach brechende, unterscheiden, die regelmäßig alternierend sich in der Kontraktionsrichtung der Fibrille wiederholen. Die doppeltbrechenden Teilchen werden als primitive Fleischteilchen *(sarcous elements)* bezeichnet. Auch in physiologischer Hinsicht sind glatte und quergestreifte Fibrillen unterschieden. Erstere kontrahieren sich langsam, während letztere sich rascher zusammenzuziehen vermögen. Wir sehen daher als Regel in lebhaft sich kontrahierenden Muskeln quergestreifte, in langsam sich zusammenziehenden glatte Fibrillen. So sind die Skeletmuskeln der Vertebraten quergestreift, die Muskeln der Eingeweide glatt mit Ausnahme jener des sich lebhaft kontrahierenden Herzens, in dem quergestreifte Muskeln sich finden. Bei den Arthropoden sind sämtliche Muskeln quergestreift, bei Würmern, Mollusken glatt.

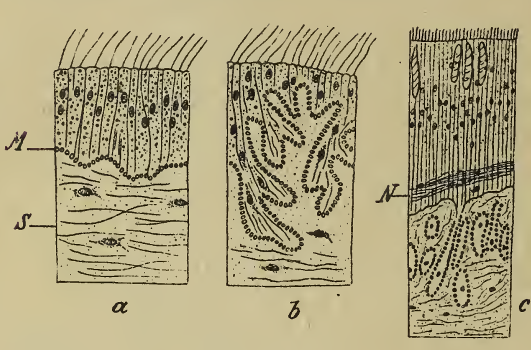


Fig. 63.
a, b Muskelepithel vom Entoderm einer Actinie *(Sagartia), a* mit schwacher, *b* mit starker Faltung. *c* Ectodermepithel vom Tentakel einer Actinie *(Tealia)* mit von demselben abgelösten Muskelsträngen. *M* die quergeschnittenen Muskelfasern, *S* Bindegewebe, Stützlamelle, *N* Nervenfaserschichte (nach Hertwig).

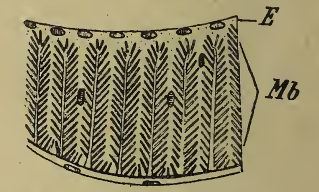


Fig. 64. Querschnitt durch die epitheloide Rumpfmuskulatur von *Sagitta.*
E Coelomepithel, *Mb* von letzterem entstandene Muskelblätter (nach O. Hertwig).

Das Muskelgewebe tritt auf 1. als epithelialer Muskel (Muskelepithel), 2. als epitheloider, 3. als mesenchymatischer Muskel.

Bei epithelialen Muskeln (Fig. 62 und 63 *a* und *b*) verhält sich die Muskelzelle als Epithelzelle; die Ausbildung von Muskelfasern erfolgt stets an der Basis. Solcher Muskel findet sich verbreitet bei den *Cnidarien.* Der

epitheloide Muskel ist aus dem epithelialen dadurch hervorgegangen, daß die die kontraktilen Fibrillen produzierenden Zellen den epithelialen Verband verlieren, ein Vorgang, der mit einer Vermehrung der Muskelfibrillen einhergeht (Fig. 64). Dabei tritt in der Regel eine Faltenbildung ein, welche zur Bildung des sog. *Muskelblattes* (Hertwig) führt (somatischer Muskel der Anneliden, mancher Medusen); durch vollkommene Abschnürung solcher Muskelblätter vom Epithel gehen gesonderte *Muskelstränge* hervor, so bei Actinien (Fig. 63 *c*), *Lumbricus*. Auch die quergestreiften Muskeln *(Muskelprimitivbündel)* der Arthropoden und Vertebraten sind auf eine epitheloide Muskellamelle zurückzuführen. Ein Muskelprimitivbündel (Fig. 65, 66) ist ein zylindrisches einfaches oder auch verästeltes Gebilde, das sich aus sehr zahlreichen quergestreiften Muskelfibrillen aufbaut, welche durch nicht differenziertes Protoplasma, das sog. *Sarcoplasma,* zusammengehalten werden. Die Anordnung der sarcous elements in den einzelnen quergestreiften Fibrillen eines Primitivbündels ist eine derartige, daß alle in derselben Ebene liegen. Das Primitivbündel wird von einer homogenen, durchsichtigen, der Zellmembran homologen Membran, dem *Sarcolemma,* umhüllt. Von diesem erstrecken sich quer durch das Muskelprimitivbündel verlaufende Verbindungen (sog. Krausesche Grundmembranen); sie bilden den sog. Zwischenstreifen der Muskelfibrillen. Dem Fibrillenbündel entweder außen anliegend oder in seiner Achse eingelagert, finden sich von reichlicherem Sarcoplasma umgeben die Kerne (sog. Muskelkörperchen). Das vielkernige Muskelprimitivbündel der Wirbeltiere ist nachweislich aus einer Zelle unter Vermehrung der Kerne entstanden.

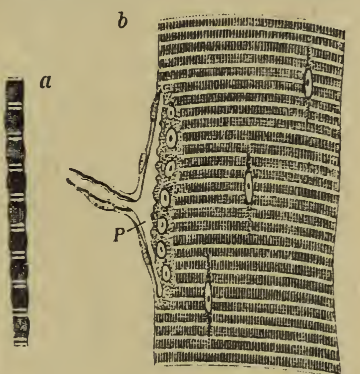


Fig. 65.
a quergestreifte Muskelprimitivfibrille; zwischen je zwei sarcous elements der sog. Zwischenstreifen. *b* quergestreifte Muskelfaser (Muskelprimitivbündel) von *Lacerta* mit Nervenendigung. *P* Nervenendplatte (nach Kühne).

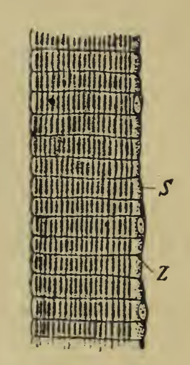


Fig. 66. Muskelprimitivbündel von *Argulus* (Original). *S* Sarcolemma, *Z* sog. Krausesche Grundmembranen.

Die Mesenchymmuskeln oder *kontraktilen Faserzellen* sind aus mesenchymatischen Zellen hervorgegangen. Infolgedessen sind die einzelnen Muskelzellen spindelförmig oder auch verästelt (Fig. 67). Die kontraktile Substanz ist in der Regel im ganzen Umkreis der Zelle, seltener einseitig ausgebildet. Der Kern mit dem undifferenzierten Plasma liegt im ersteren Falle im Zentrum der Muskelzelle, im letzteren Falle einseitig der kontraktilen Substanz angelagert, wie bei *Nematoden,* deren mesenchymatische Leibesmuskulatur dadurch sowie durch die Art der Anordnung den Anschein von Epithelmuskulatur gewinnt (sekundär epithelialer Muskel).

Selten kommt Mehrkernigkeit vor *(Ctenophoren)*. Die Mesenchymmuskeln sind auch entweder glatt oder quergestreift. Aus Mesenchymmuskeln setzt sich sowohl die Eingeweide- als Leibesmuskulatur bei den Scoleciden, Mollusken zusammen. Bei den Wirbeltieren besteht die Muskulatur der Eingeweide, der Blutgefäße aus kontraktilen Faserzellen.

4. Nervengewebe.

Als Nervenzellen bezeichnet man jene Zellelemente, in denen die allen Zellen zukommende Irritabilität in erhöhtem Maße ausgebildet ist und welche auf sie ausgeübte Reize auf andere Zellen übertragen. Durch das Nervensystem werden die Teile eines Organismus in Beziehung gebracht.

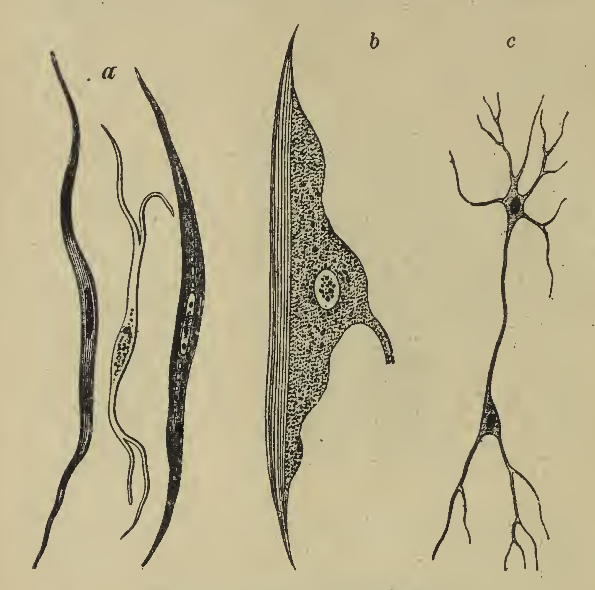


Fig. 67. Glatte Muskelfasern
a von Wirbeltieren (zum Teil nach Arnold), *b* Muskelzelle eines *Nematoden*, *c* junge zweikernige, verästelte Muskelfaser einer Rippenqualle *(Eucharis)* (nach R. Hertwig).

Man glaubte sich überzeugt zu haben, daß überall eine Kontinuität sowohl zwischen den Nervenzellen als auch zwischen ihnen und den übrigen Zellen des Körpers bestehe. Die Untersuchungen von His, Forel, Golgi, Ramón y Cajal, Retzius u. a. führten dagegen zu dem Resultate, daß die Nervenzellen voneinander unabhängig sind und ihre Verbindung auf Kontakt beruhe; die Fortpflanzung des Reizes erfolgt durch eine Art Induktion. Nach neueren Arbeiten ist aber in vielen Fällen beim erwachsenen Tiere direkte Kontinuität vorhanden.

Das Nervensystem besteht sonst vorwiegend und ursprünglich stets aus getrennten Einheiten, die von Waldeyer als *Neurone* bezeichnet worden sind. Das Neuron ist die modifizierte Nervenzelle selbst. Es besteht aus dem Zellkörper mit dem Kern *(Ganglienzelle)*, einer von demselben ausgehenden *Nervenfaser* (Achsenzylinderfortsatz, *Neurit* oder *Axon*) und dem *Endbäumchen* oder dem *Fibrillenendnetz* mit freien oder schlingenförmigen Fibrillenenden (Fig. 68). Als spezifisch reizleitender Teil sind die in den Ganglienzellen und ihren Ausläufern auftretenden *Neurofibrillen*, die durch Perifibrillarsubstanz verbunden werden, anzusehen.

Nach der Neuronenlehre ist somit die Ganglienzelle samt Nervenfaser und Endbäumchen, bezw. Endnetz eine Zelleinheit.

Die Ganglienzelle hat in der Regel einen großen Plasmakörper und großen runden Kern (Fig. 70, 71). In ihrer Gestalt ist sie im einfachsten Falle kugelig, besitzt jedoch häufig sich gleich nach ihrem Ursprunge verästelnde Fortsätze, welche als Protoplasmafortsätze oder *Dendriten* bezeichnet werden. Der Achsencylinderfortsatz, Neurit oder Axon (Nervenfaser), ist ein außerordentlich lang ausgewachsener Ausläufer der Ganglienzelle; er entspringt mit kleinem Kegel von der Zelle, ist glatt, gleichmäßig breit und scharf konturiert. Er erscheint als besonders differenzierter Fortsatz der Ganglienzelle und erweist wie diese im Inneren Fibrillen. Die Neurofibrillen durchsetzen entweder als loses Geflecht die Ganglienzelle, von einem Fortsatz in den anderen übertretend, können sich jedoch auch in der Ganglienzelle zu einem Gitter verbinden (Fig. 69, 71).

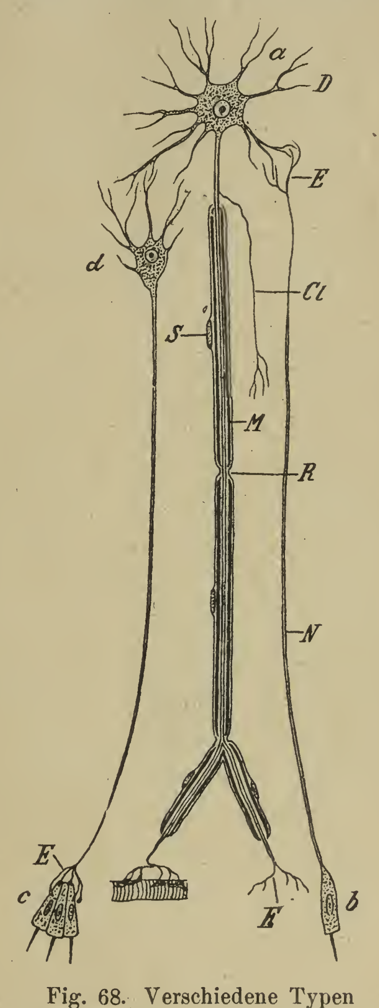


Fig. 68. Verschiedene Typen von Neuronen, schematisiert, *a* eines motorischen Neurons, mit von Myelinscheide *(M)* und Schwannscher Scheide *(S)* umhülltem Axon; *R* Ranvierscher Schnürring, *Cl* Collaterale, *D* Dendriten, *E* Endbäumchen (Endnetz); *b* Sinnesnervenzelle (mit basalem Axon *N*); *c* drei Sinnesepithelzellen oder Anaxone vom Endbäumchen eines zentralen sensiblen Neurons *(d)* umsponnen (Original).

Je nachdem von der Ganglienzelle ein, zwei oder mehrere Fortsätze entspringen, werden die Ganglienzellen als *unipolare, bipolare, multipolare* unterschieden.

Bei den Wirbeltieren umhüllen sich in einiger Entfernung von der Ganglienzelle die Neuriten (ausgenommen jene der Cyclostomen und der sympathischen Nerven) mit einer *Markscheide*, welche aus *Myelin* besteht (Myelinscheide). Eine schwache Myelinscheide findet sich zuweilen auch an den Nerven bei *Arthropoden* und *Anneliden*. Solche Nervenfasern werden als *markhältige* oder *doppeltkonturierte* bezeichnet (Fig. 68*a*, 72*b*). Die Markscheide fehlt wieder den Endverästelungen. Sie zeigt sich in ihrem Verlaufe aus kleinen Segmenten bestehend. Überdies finden sich auch im Verlaufe markhältiger peripherer Nervenfasern Unterbrechungen der Markscheide, womit eine Einschnürung der Nervenfaser an diesen Stellen verbunden ist (R a n v i e r sche Schnürringe). Die Entstehung der R a n v i e r sche Schnürringe steht im Zusammenhange mit der Bildung der homogenen Scheide (S c h w a n n schen Scheide oder *Neurilemma*), die außen von der Markscheide die Nervenfaser umhüllt. Jede Strecke zwi-

schen zwei Schnürringen weist in der Regel nur einen Kern auf, welcher der Schwannschen Scheide angehört; der betreffende Abschnitt der Schwannschen Scheide entspricht in der Regel nur einer Bindegewebszelle (Neurogliazelle), die rund

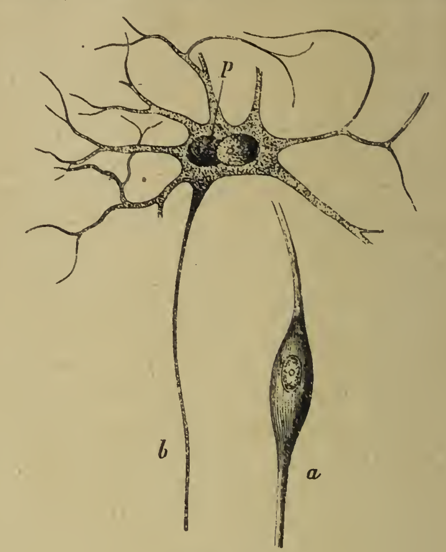


Fig. 70.

a bipolare Ganglienzelle vom Hecht (nach M. Schultze) b multipolare Ganglienzelle aus dem menschlichen Rückenmark (Vorderhorn), P Pigmentklümpchen (nach Gerlach).



Fig. 69. Ganglienzelle vom Menschen mit den Fibrillenzügen. *N* Axon (Neurit) (nach Bethe).

um den Achsencylinder rohrartig auswächst.

Die Nervenfasern der Cyclostomen, der Acranier und der weitaus meisten Wirbellosen, ferner die sympathischen Nervenfasern der Wirbeltiere entbehren der Markscheide und werden als *marklose* oder einfach konturierte, auch Remaksche Fasern bezeichnet (Fig. 72 *a*). Die sich an denselben findenden Kerne gehören auch hier der Schwannschen Scheide an.



Fig. 71. Ganglienzelle von *Hirudo* mit Neurofibrillengitter (nach Apáthy).

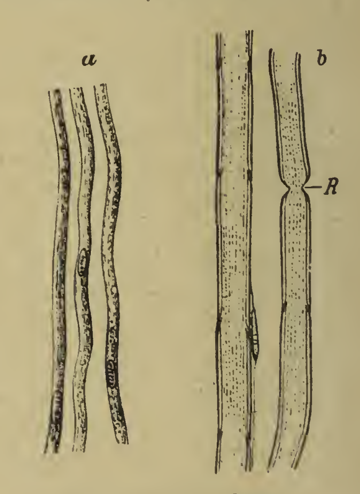


Fig. 72. Nervenfasern.

a marklose Sympathicusfasern (nach M. Schultze). *b* markhaltige Nervenfasern vom Frosch. *R* Schnürring (Original).

Vom Achsencylinderfortsatze vieler Ganglienzellen entspringen während seines Verlaufes rechtwinklig an einer Unterbrechung der Markscheide zarte verzweigte Äste, die *Collateralen* oder *Paraxone*, die sich schließlich in Endbäumchen oder ein Fibrillenendnetz auflösen (Fig. 68 *a*).

Die Endigung der Nervenfaser ist stets ein Endbäumchen oder ein Fibrillenendnetz, das mit den Muskelzellen, Epithelzellen, Sehnen oder anderen Nervenzellen in Beziehung tritt. Eine Anhäufung von Ganglienzellen wird ein *Ganglion*, ein Bündel von Neuriten (Axonen) ein *Nerv* genannt.

Die hohe Differenzierung der Nervenzelle in Dendriten, Axon und Paraxon ist bei den Coelenteraten noch nicht ausgebildet.

Funktionell sind die Ganglienzellkörper der Neurone als Centren der Erregung, die Neuriten (Axone), die Collateralen sowie Dendriten als Leitungsbahnen zu betrachten. Bezüglich der Leitung im Körper unterscheidet man *centripetal* leitende oder *sensible* und *centrifugal* leitende oder *motorische* Nerven. Auch die zugehörigen Ganglienzellen werden als sensible und motorische unterschieden. In den centripetal leitenden Nerven wird ein Reiz von der Peripherie zum Centrum, in den centrifugal leitenden hingegen vom Centrum zur Peripherie geleitet.

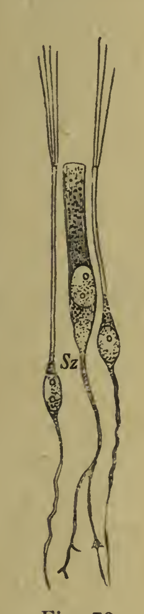


Fig. 73. Sinnesnervenzellen aus der Regio olfactoria v. Frosch *Sz* Stützzelle (nach M. Schultze).

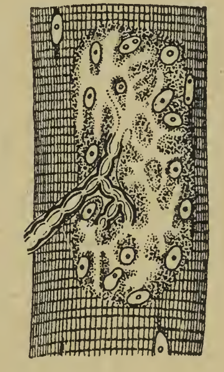


Fig. 74. Nervenendplatte einer Muskelfaser von *Lacerta viridis*, Flächenansicht (nach Kühne).

Was die Lagerung des Neurons betrifft, so kann dieselbe eine epitheliale oder sehr häufig eine epitheloide sein; im letzteren Falle hat das Neuron das Aussehen einer Mesenchymzelle.

Die epitheliale Nervenzelle fungiert zugleich als Epithelzelle, welche von außen Reize aufnimmt und durch ihren basalen Achsencylinder weiterleitet. Sie ist an der Außenfläche mit besonderen Fortsätzen in Form von Haaren, Borsten, Zapfen, Stäbchen, Stiften ausgestattet, welche als Differenzierungen des Plasmas erscheinen. Eine solche Nervenzelle wird als *Sinnesnervenzelle* bezeichnet (Fig. 68 *b*). Derartige Sinnesnervenzellen finden sich in der Riechschleimhaut der Wirbeltiere (Fig. 73) und sind bei Wirbellosen verbreitet.

Zum Nervenapparat sind endlich Epithelzellen zu rechnen, welche gar keinen Nervenfortsatz besitzen (sog. *Anaxone*), sich jedoch bezüglich der Beschaffenheit ihres Plasmas und ihrer Funktion den Nervenzellen anschließen und wie die Sinnesnervenzellen an der Außenfläche mit Härchen und Stäbchen oder Stiften versehen sind (Fig. 68 *c*). Diese Nervenzellen werden als *Sinnesepithelzellen* unterschieden. Die Sinneszellen des Ge-

hörorganes, der Papillae circumvallatae, der sog. Seitenorgane der Fische und die Stäbchen- und Zapfenzellen der Netzhaut der Wirbeltiere sind solche fortsatzlose Sinnesepithelzellen. Die Beziehung zum Nervensystem ist derart, daß das Endbäumchen oder Fibrillenendnetz eines sensiblen Nerven diese Sinnesepithelien umspinnt.

Die Nervenendigungen oder Endbäumchen, bezw. Endnetze haben eine variable Ausbildung. Was die Endigung der Nerven an Muskeln betrifft, so ist auch diese ein Endbäumchen. An den Muskelprimitivbündeln der Wirbeltiere und Arthropoden findet sich ein Endbäumchen (Endnetz) vor, das der Längsseite des Muskels angelagert ist. Der Achsencylinder teilt sich hier in eine Zahl von mit Endnetzen endigenden Ästen, die bei *Reptilien, Vögeln* und *Säugern* einer von vermehrten Kernen durchsetzten Sarkoplasmaplatte aufliegen. Das ganze kegelförmige vorspringende Gebilde ist als *Doyèrescher Hügel* oder *Nervenendplatte* bekannt (Fig. 65 *b*, 74).

Das Nervensystem erscheint aus einer sehr großen Zahl von Nerveneinheiten *(Neuronen)* zusammengesetzt, die teils in der Peripherie (Haut, Sinnesorgane), teils in den Ganglien und Nervencentren liegen und als Neurone erster, zweiter, dritter etc. Ordnung unterschieden werden können.

Freie Zellen.

Die Höhlungen des Körpers der Coelomaten, die primäre Leibeshöhle, das Coelom und das Blutgefäßsystem, sind von Flüssigkeiten erfüllt, welche Eiweißstoffe und Salze gelöst enthalten und in denen mit Ausnahmen *(Nematoden, Copepoden)* auch Zellen flottieren, die von Wandzellen der genannten Räume abstammen. Die Flüssigkeit der primären Leibeshöhle ist die *Lymphe,* jene der Blutgefäße das *Blut* und die des Coeloms heißt *Coelomflüssigkeit* (bei Anneliden früher als perienterische Flüssigkeit bezeichnet). Wir bezeichnen die Zellen des Blutes als *Blutkörperchen,* jene der Lymphe als *Lymphkörperchen* und die des Coeloms als *Coelomkörperchen (Coelomocyten).* Wenn wie bei *Mollusken* primäre Leibeshöhle und Blutgefäßsystem oder wie bei den *Arthropoden* beide auch noch mit dem Coelom in offener Verbindung sind, müßten die Flüssigkeit als *Hämolymphe* und die Zellen als *Hämolymphzellen* unterschieden werden. Das Blut, bezw. die Hämolymphe der Wirbellosen enthält zuweilen Hämoglobin gelöst und erscheint dann rot, bei Vorhandensein von Hämocyanin bläulich gefärbt. Die Blutfarbstoffe spielen beim Gaswechsel als Überträger des Sauerstoffes eine wichtige Rolle.

Die ursprüngliche Form der freien Zellen ist die amoeboide Zelle, wie sie in der Lymphe der Wirbeltiere als sog. weißes Blutkörperchen oder *Lymphkörperchen (Leucocyt, Lymphocyt)* und im Blute, bezw. der Hämolymphe bei Wirbellosen auftritt (Fig. 75). Es sind rundliche Zellen, welche ihre Gestalt durch Pseudopodienbildung verändern. Ähnliche Zellen trifft man in der Coelomflüssigkeit bei Anneliden, Mollusken, Echinodermen. Solche Coelomzellen enthalten häufig Konkremente.

Eine besonders differenzierte Form der freien Zellen sind die roten Blutkörperchen (*Erythrocyten,* Fig. 75) und die roten Coelomzellen. Das Plasma dieser Zellen erscheint zum Teile umgewandelt und damit steht auch ihre konstante scheibenförmige Gestalt im Zusammenhang. Die Erythrocyten enthalten Hämoglobin und sind infolge davon rot gefärbt. Sie finden sich im Blute, bezw. in der Hämolymphe einiger Lamellibranchier *(Arca, Solen)* und *Nemertini* sowie von *Phoronis* und der Wirbeltiere, rote Coelomkörper bei einigen Anneliden *(Capitella, Glycera, Polycirrus, Sipunculus).* Alle rotgefärbten Blut- und Coelomkörperchen sind ovale oder kreisrunde Scheiben. Oval sind unter den Vertebraten die Blutkörper der Fische — die *Cyclostomen* besitzen kreisrunde Blutkörper — Amphibien, Reptilien, Vögel; in diesen Fällen ist auch ein Kern vorhanden, der eine kugelförmige Hervorragung in der Mitte der Scheibe verursacht. Bei den Säugetieren sind die roten Blutkörper kreisrund (nur bei *Tylopoden* oval), in allen Fällen kernlos und im Zusammenhange damit in der Mitte eingedellt.

Außerdem wurde in neuerer Zeit im Blute der Vertebraten, Mollusken, Würmer und Crustaceen sowie in der Coelomflüssigkeit bei Würmern und Echinodermen eine dritte Art von Formbestandteilen unterschieden, die sog. *Thrombocyten* (Blutplättchen). Es sind amöboide, feinkörnige, farblose Spindelzellen mit ovalem Kern; im strömenden Blute sind sie glattrandig, beim Verlassen der Blutbahn (wie bei Verwundungen) bilden sie dünne amöboide Protoplasmalamellen und vereinigen sich mit benachbarten Zellen zu großen Zellanhäufungen, die einen Blutpfropf (Thrombus) in der Wunde bilden, wozu noch eine von den Thrombocyten ausgehende Fibringerinnung hinzutritt.



Fig. 75. Blutzellen.
a farblose Blutzelle der Teichmuschel *(Anodonta), b* der Raupe von *Sphinx, c* rote Blutkörperchen von *Proteus, d* der glatten Natter, *d'* Lymphkörperchen (Leucocyt) derselben, *e* rote Blutkörperchen des Frosches, *f* der Taube, *f'* Lymphkörperchen derselben, *g* rote Blutkörperchen des Menschen (nach Ecker).

Genitalzellen.

Eine gesonderte Stellung nehmen die *Geschlechtszellen* (Genitalzellen) ein, da sie im Körper selbst direkt keine Funktion verrichten, sondern abgestoßen werden, um als Ausgangspunkt zur Entwicklung eines neuen Individuums zu dienen. Es werden zweierlei Genitalzellen gebildet, männliche und weibliche. Die ersteren werden als Samenzellen (Spermien, Samenkörper, Spermatozoen, Spermatosomen, Zoospermien), die letzteren als Ei-

zellen (Eier) bezeichnet. Die Genitalzellen entstehen aus dem Epithel besonderer drüsenartiger Organe, der Genitaldrüsen.

Die *Eizelle* (Fig. 76) ist die größte Zelle im Organismus. Sie hat gewöhnlich eine kugelige, selten mehr langgestreckte Form (Insekten). Das Protoplasma des Zelleibes (auch Bildungsdotter des Eies genannt) zeigt keine besondere sichtbare Differenzierung; es ist jedoch eine Polarität nachweisbar, die auf jene der Epithelzelle des Keimepithels zurückzuführen sein dürfte. Auch lassen sich an den Eiern vieler Tiere in der Form (Bilateralität des Eies bei *Insekten*, *Cephalopoden*), in der Verteilung des Deutoplasmas und von Pigment oder in der differenten Beschaffenheit des Protoplasmas verschiedene eigentümliche Regionen unterscheiden, auf die bestimmte Regionen des Embryos zurückführbar sind *(prospektive Eistruktur)*, wie z .B. am Ei der *Ctenophoren*, *Anneliden*, *Mollusken*, *Ascidien*; es ist die Annahme begründet, daß bei allen Metazoen feste Beziehungen zwischen bestimmt lokalisierten und differenzierten Teilen des Eiplasmas und der Organbildung bestehen (C. Rabl). Der Kern der Eizelle *(Keimbläschen)* zeichnet sich durch relativ ansehnliche Größe aus und liegt stets exzentrisch, näher jenem Pole des Eies, der als *animaler Pol* unterschieden wird; er ist kugelig und zeigt den Bau des Zellkernes; die Nucleolen werden hier auch *Keimflecke* genannt.

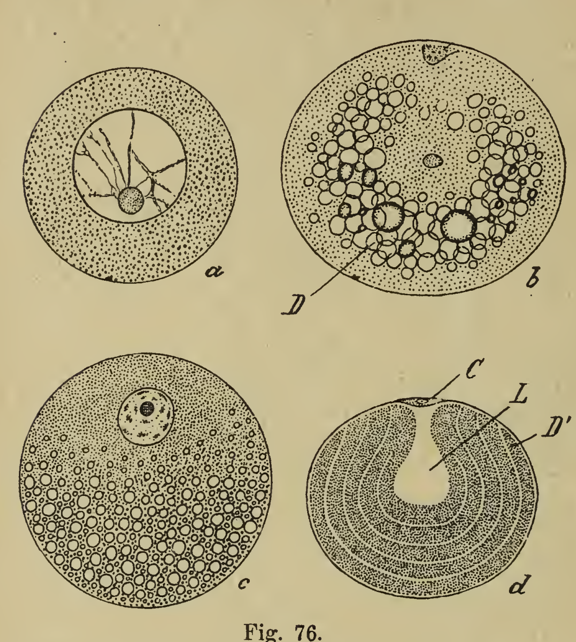


Fig. 76.

a dotterarmes Ei eines Seeigels *(Toxopneustes)* (nach O. Hertwig); *b* Ei von *Moina rectirostris* (nach Grobben), perilecithaler Typus, *D* Deutoplasma. *c* Ei einer Schnecke, telolecithaler Typus (nach Korschelt u. Heider). *d* dotterreiche Eizelle des Huhnes (nach Allen Thomson u. Balfour, etwas verändert). *C* Keimscheibe mit dem Kern; *D'* gelber Dotter, *L* weißer Dotter, centrale kolbenartige Anschwellung desselben (sog. Latebra); alle im Längsdurchschnitt.

Im Protoplasma der Eizelle finden sich in der Regel mehr oder minder reichlich Reservestoffe (Eiweißkörper, Fett) in Form von häufig gefärbten Körnchen, Kugeln, Schollen oder polygonalen Plättchen als Nahrungsdotter (*Deutoplasma* E. van Beneden) eingelagert; seltener sind die Eier dotterarm (sog. *alecithale* Eier), mit nur wenig gleichmäßig im Eiplasma verteiltem Deutoplasma. Die Anordnung des Deutoplasmas ist eine polare, derart, daß an dem (dem animalen Pole gegenüberliegenden) *vegetativen* Pole die größere Menge desselben angehäuft liegt. Das Deutoplasma ist im

Ei entweder fast ausschließlich an der vegetativen Seite eingelagert und nimmt gegen den animalen Pol ab (*telolecithaler* Typus) (Fig. 76 *c*), oder es ist reichlich im ganzen Umkreise des Keimbläschens zu finden *(Arthropoden),* wohl auch dann, wenngleich verdeckt, vornehmlich der vegetativen Seite angehörig (*perilecithaler* Typus) (Fig. 76 *b*). Im Ei des Hühnchens (Fig. 76 *d*) läßt sich ein weißer und gelber Dotter unterscheiden. Ersterer findet sich in dünner Schichte an der Oberfläche des gelben Dotters und durchsetzt ihn in konzentrischen Schichten; überdies bildet der weiße Dotter unterhalb des Keimbläschens einen zapfenartigen, im Centrum des gelben Dotters sich erweiternden Fortsatz *(Latebra).* Reichliche Einlagerung von Deutoplasma bewirkt eine oft sehr bedeutende Größe der Eizelle, so bei Haifischen, Reptilien, Vögeln, Cephalopoden, Krebsen, Insekten u. a.

Im Eiplasma verschiedener Tiere sind noch besondere, gewöhnlich in der Einzahl vorhandene Gebilde als *„Dotterkern“* beschrieben worden. Am bekanntesten ist der Dotterkern des Spinneneies, bei dem er als konzentrisch geschichtete Kugel auftritt.

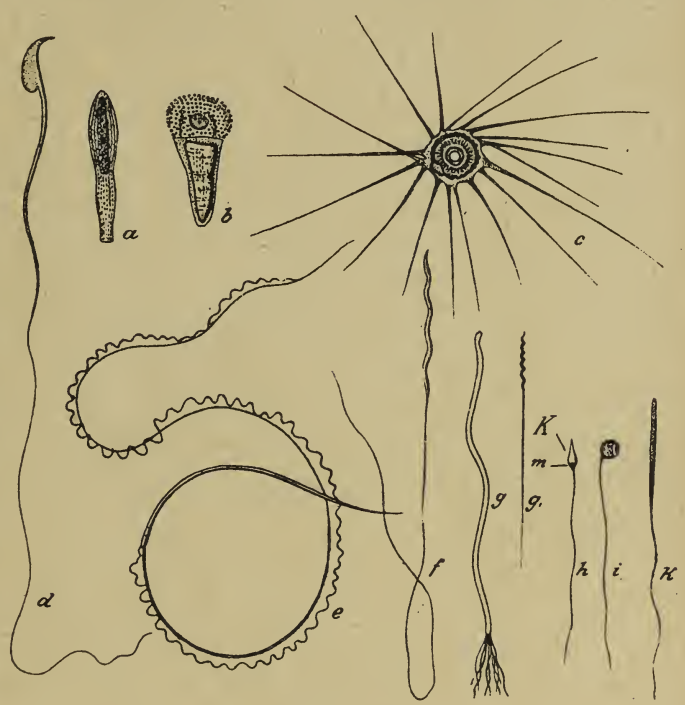


Fig. 77. Spermien.

a von *Gamasus crassipes* (nach Winkler); *b* von *Ascaris megalocephala* (nach Ed. v. Beneden); *c* vom Flußkrebs (nach Grobben); *d* von der Ratte (nach Ecker); *e* vom Wassersalamander, mit undulierender Membran (nach Duvernoy); *f* vom Zitterrochen (nach Ecker); *g* wurmförmiges, *g'* haarförmiges Spermium von *Paludina vivipara* (nach v. Brunn); *h* von einer Meduse (*K* Kopf, *m* Mittelstück); *i* von einer Siphonophore *(Forskalia)* (Original); *k* vom Frosch (nach Ecker).

In den meisten Fällen scheidet die Eizelle auch eine Pellicula, die sog. *Dottermembran* (*Membrana vitellina,* Dotterhaut) aus.

Bei manchen Tieren werden von demselben Weibchen verschieden dotterreiche (Winter- und Sommereier der *Cladoceren*) oder verschieden große Eier produziert, kleinere, aus denen Männchen, und größere, aus denen Weibchen hervorgehen (so bei *Dinophilus,* der *Reblaus*).

Im Gegensatze zu der Eizelle sind die *Spermien* die kleinsten Zellen des Organismus. Sie besitzen (Fig. 77) am häufigsten die Gestalt einer

flagellatenähnlichen Geißelzelle. An ihnen unterscheidet man einen „Kopf“, ein „Mittelstück“ (Hals) und den „Schwanz“. Kopf und Mittelstück entsprechen dem Zellkörper; ersterer enthält den Kern, dessen Chromatin zu einem glänzenden Körper zusammengedrängt ist, letzteres das Centriol, während das Zellplasma nur eine dünne Schichte um beide bildet. Der meist bewegliche Schwanz entspricht einer Geißel. Am Vorderende des Kopfes der fadenförmigen Spermien findet sich in der Regel ein als Bohrapparat dienendes „Spitzenstück“ (Perforatorium). Die Gestalt der Spermien ist bei den verschiedenen Tieren sehr mannigfaltig. Der Kopf kann kugelig, langgestreckt, hakig gebogen, auch schraubenförmig gewunden sein (Selachier, Vögel); er ist häufig bilateralsymmetrisch. Der Schwanz ist zuweilen kurz, mitunter von auffallender Länge, ausnahmsweise von einem undulierenden Saum begleitet *(Salamander)*. Es können auch mehrere Schwänze vorhanden sein (einige *Prosobranchier)*. Endlich sehen wir bei Tieren, bei denen Wimpern und Geißeln im Körper fehlen *(Nematoden, Arthropoden)*, die Spermien häufig abweichend gestaltet und geißellos. So sind die Spermien von *Ascaris* und *Garneelen* nagelförmig, bei *Squilla* kugelig, bei den meisten *Macruren* und den *Brachyuren* als sog. Strahlenzellen mit zahlreichen Fortsätzen und explosiver Chitinkapsel als Austreibeapparat an Stelle des Schwanzfadens versehen.

Eigentümlich ist das Vorkommen von zweierlei Spermien bei einigen *Lepidopteren* und *Prosobranchiern* (Fig. 77 *g, g,*), von denen die einen, die *atypischen* (bei den Prosobranchiern die sog. wurmförmigen), wenig oder keine Kernsubstanz enthalten. Die Bedeutung dieser zweiten Spermienform ist unbekannt.

Die Organe nach Bau und Funktion.

Wie bei der Zelle werden bei den einzelligen Tieren *(Protozoen)* die differenzierten Teile des Körpers als *Organula* zu bezeichnen sein.

Die *Organe* der *Metazoen* sind mit Bezug auf ein einheitliches Zusammenwirken zu einer höheren Einheit inniger verbundene Zell- oder Gewebskomplexe. Ein Organ kann bloß aus einerlei Gewebe bestehen, in der Regel beteiligen sich verschiedene Gewebe am Aufbaue desselben. In letzterem Falle ist es ein Gewebe, welches den spezifischen Charakter des Organes bestimmt (*Hauptgewebe* R. Hertwig), während die noch hinzukommenden Gewebe (*Nebengewebe* R. Hertwig) als bloße Hilfen erscheinen. Der Darm z. B. baut sich aus dem Verdauungsepithel als Hauptgewebe auf, dazu treten als Nebengewebe Muskeln und Bindegewebe.

Einen Komplex der physiologisch zusammengehörigen Organe bezeichnet man als *Organsystem* oder *Organapparat*.

Integument.

Die funktionelle Bedeutung des Integuments ist durch die verschiedenartige Beziehung desselben zur Außenwelt eine sehr mannigfaltige; Hauptfunktion desselben ist jedoch, die Decke des Körpers zu bilden.

Unter den *Protozoen* scheidet sich bei den differenzierteren Formen eine äußere Plasmaschichte (Fig. 26, 27), welche sich als Integument verhält und von der auch Hüllbildungen ausgehen können.

In der Gruppe der *Metazoen* tritt zuerst in der Gastrula (Fig. 11) die Trennung in die Körperdecke und den Darm ein.

Der wesentliche Teil der Körperdecke ist ein Epithel, das entweder einschichtig (niedere Metazoen), oder wie bei den *Vertebraten* mehrschichtig ist. Seine Bedeutung als Schutzorgan tritt in der Bildung von Differenzierungen oder Abscheidungen hervor. Diese sind entweder feste cuticulare Bildungen, welche ein *Schutzskelet* liefern, so die Gehäuse der *Hydroiden,* der Chitinpanzer der *Arthropoden,* die Schale der *Mollusken,* der Mantel der *Tunicaten,* oder Drüsenabscheidungen flüssiger Natur (Schleimhüllen der *Würmer, Mollusken,* giftige Sekrete bei *Amphibien* etc.). Bei den Wirbeltieren gehen aus Verhornungen der oberen Epithellagen Schutzgebilde verschiedener Art, Schuppen, Federn, Haare, Stacheln, Nägel. Hörner hervor.

Bei den Coelomaten tritt eine Mesodermschichte als sog. *Unterhaut (Cutis)* zum Hautepithel in innigere Beziehung (Fig. 78 *a, b*). Dadurch erhält das Integument größere Dicke und Festigkeit. Die Unterhaut kann selbst wieder Ausgangspunkt für harte Schutzgebilde werden. Zu diesen Skeletbildungen gehören die Kalkplatten und Stacheln der Echinodermen, die knöchernen Hautplatten und Schuppen der Fische, Krokodile, Schildkröten, Gürteltiere, wobei sich auch das Epithel durch Entwicklung besonderer Hartteile zuweilen beteiligt (Placoidschuppen der Selachier, Schildkrötenpanzer etc.).

Inneres Skelet.

Das Hautskelet besitzt neben der Funktion des Schutzes in vielen Fällen auch die Bedeutung eines *Stützskeletes* für die Muskulatur. Insbesondere bei den *Arthropoden* tritt diese Bedeutung des kutikularen röhrenförmigen Hautskeletes hervor, an dessen Innenseite die Körpermuskulatur angeordnet liegt. Ausschließlich die Bedeutung eines Stützskeletes kommt den *inneren* Skeletbildungen zu. Letztere sind von den in Verbindung mit dem Integument stehenden Skeletbildungen insofern nicht scharf abzugrenzen, als die Unterhaut selbst bloß als ein Teil der inneren Stützorgane erscheint.

Bei den *Coelenteraten* gehören zu den inneren Skeletbildungen alle mesodermalen Stützsubstanzen, die sog. Stützlamelle der Hydroiden, das Gallertgewebe der Actinien, Spongien, Scyphomedusen und Ctenophoren.

Bei den *Coelomaten* sind jene festeren Stützorgane hierherzurechnen, welche sich tiefer als die Haut gelagert finden, so die Knorpelstücke der *Mollusken*, das Innenskelet bei *Vertebraten.*

Manche innere Skeletbildungen sind bloß in das Innere eingestülpte cuticulare Hautskelete, wie das Skelet der *Korallen,* einige Endoskeletbildungen der *Arthropoden.*

Bewegungsorgane.

Die Tiere führen, zum Zwecke des Nahrungserwerbes und um Angriffen zu entgehen, Bewegungen ihres Körpers aus. Dieselben erfolgen bei

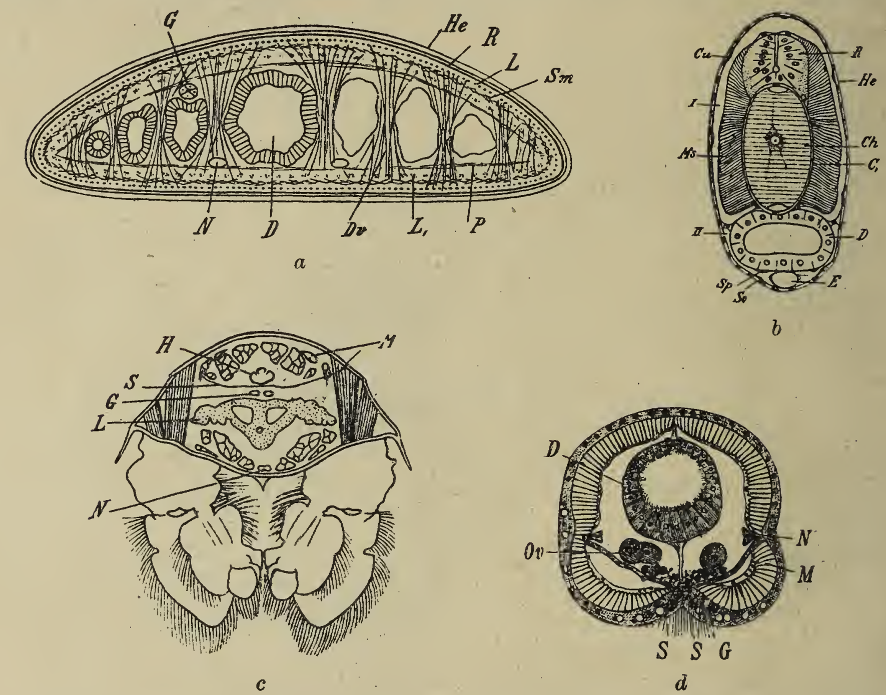


Fig. 78. Querschnitte, um Lage und Anordnung der Leibesmuskulatur zu zeigen: *a* von einem *Platyhelminthen* (schematisch, rechts sind die eingelagerten Organe weggelassen, Original). *He* Hautepithel, *R* Ring-, *L* Längs-, *Sm* Schrägmuskeln des Hautmuskelschlauches, *L,* längs, *P* quer, *Dv* dorsoventral verlaufende Muskeln des Körperparenchyms, *N* Nervensystem, *D* Darm, *G* Genitalorgan. — *b* einer Larve von *Branchiostoma* (nach Hatschek). *He* Hautepithel, *Cu* Cutis (Unterhaut), *Ms* Seitenrumpfmuskel, *Ch* Chorda dorsalis, *C,* Chordascheide, *R* Rückenmark, *D* Darm, *E* Subintestinalvene, *Sp* Splanchnopleura, *So* Somatopleura, *I* Myocoel, *II* Splanchnocoel. — *c* durch das 1. Abdominalsegment eines Männchens von *Squilla mantis* (teilweise schematisch, Original). *M* Muskeln, *H* Herz, *S* ventrale Wand der Pericardialsinus, *G* Genitaldrüse, *L* Leber, *N* Nervensystem. — *d* von *Protodrilus leuckarti* (nach Hatschek). *D* Darm, *Ov* Ovarium, *N* Niere, *G* Ganglienzelle der im Hautepithel gelegenen Seitenstränge *(SS)* des Nervensystems, *M* Muskulatur.

den Protozoen durch Kontraktilität des Leibes in toto, durch *Pseudopodien,* durch *Geißeln* und *Cilien,* oder durch Muskelfibrillen (Myoneme).

Bei den Metazoen sind die der Bewegung des Körpers dienenden Organe entweder Cilien oder Muskeln.

Weit verbreitet erscheint die Flimmerbewegung. Die Lokomotion zahlreicher niederer Metazoen *(Turbellarien, Rotatorien, Gastrotricha, Cteno-*

phoren) sowie vieler Larvenformen erfolgt durch Bewimperung der Hautzellen (Fig. 29, 32). Neben derselben ist jedoch bei den genannten Formen sowie auch bei vielen Larven Muskulatur vorhanden.

Bei allen übrigen Metazoen sind die Bewegungen der Körperteile und die Lokomotion ausschließlich an Muskulatur geknüpft. Eine Ausnahme davon bilden die *Spongien,* bei denen ausgiebigere Bewegungen des Körpers überhaupt fehlen.

Bei den *Cnidarien* unter den Coelenteraten gehört die der Körperbewegung dienende Muskulatur dem Haut- und Darmepithel (Ecto- und Entoderm, Fig. 63) an. Bei den Coelomaten sowie bei den Ctenophoren entwickeln sich die Muskeln im Mesoderm. Die Leibesmuskulatur erscheint in inniger Verbindung mit dem Integumente bei Scoleciden, Anneliden, Arthropoden und Mollusken, Chaetognathen, Echinodermen, Enteropneusten, womit auch die Entwicklung von Hautskeleten zusammenhängt; bei *Scoleciden* und *Anneliden* (Fig. 78 *a, d*), *Chaetognathen, Enteropneusten* in mehr gleichförmiger Lage als sog. *Hautmuskelschlauch,* bei *Mollusken* in besonders mächtiger Ausbildung ventral im sog. *Fuße* entwickelt. Die dem Hautmuskelschlauch der Gliederwürmer entsprechende Muskulatur der *Arthropoden* ist in einzelne segmentale Muskelgruppen aufgelöst (Fig. 78 *c*). Letzteres gilt auch für die Leibesmuskulatur der *Chordonier;* doch entwickelt sich dieselbe hier nicht im Anschluß an das Integument, sondern im Anschluß an das axiale Skelet, dem sie von außen angelagert ist (vgl. Fig. 78 *b*).

Während die Lokomotion in vielen Fällen durch die Bewegungen des ganzen Körpers bewirkt wird, finden sich in anderen Fällen besondere der Lokomotion dienende Differenzierungen als *Gliedmaßen (Extremitäten)* ausgebildet, die wie Hebelarme wirken. Bei den *Anneliden* sind es einfache schlauchförmige, seitliche Fortsätze des Hautmuskelschlauches, bei den *Arthropoden* gegliederte durch Hautskelet, bei *Wirbeltieren* durch innere Skeletteile gestützte Seitenanhänge, die vornehmlich bei den am Lande lebenden Arthropoden und tetrapoden Vertebraten hervortreten.

Bei den *Echinodermen* sind die Lokomotionsorgane von der Haut entstandene schwellbare und einziehbare Anhänge (sog. Ambulakralfüßchen), Pseudopodien vergleichbar.

Elektrische Organe.

Eine Anzahl von Fischen besitzt Organe, mittels deren sie willkürlich elektrische Schläge auszuteilen vermögen. Diese *elektrischen Organe*[1]) sind

[1]) Außer Pacini, Marcusen vgl. M. Schultze, Zur Kenntnis der elektrischen Organe. Halle 1858 u. 1859. A. Babuchin, Übersicht der neuen Untersuchungen über Entwickelung, Bau und physiologische Verhältnisse der elektrischen und pseudo-elektrischen Organe. Arch. für Anat. u. Physiol., 1876. C. Sachs, Untersuchungen am Zitteraal, Gymnotus electricus. Nach seinem Tode bearb. v. E. du Bois-Reymond, Leipzig 1881, mit zwei Abhandl. v. G. Fritsch. G. Fritsch, Die

ihrer Entstehung nach auf umgewandelte quergestreifte Muskulatur zurückzuführen (B a b u c h i n). Von elektrischen Fischen sind zu nennen in erster Linie der Zitteraal, *Gymnotus electricus* (Fig. 79 *a*), aus dem Flußgebiete des Orinoco, demselben an elektrischer Kraft nachstehend die Zitterrochen, *Torpedo* (Fig. 80), *Narcine, Astrape, Temera, Discopyge, Hypnos,* und der afrikanische Zitterwels, *Malopterurus electricus* (Fig. 79 *c*). Kleine elektrische Organe finden sich bei *Astroscopus,* einem im Sande lebenden Knochenfische der nordamerikanischen atlantischen Küste. Ferner wurden ähnlich gebaute Organe, jedoch ohne bemerkenswerte Elektrizitäts-

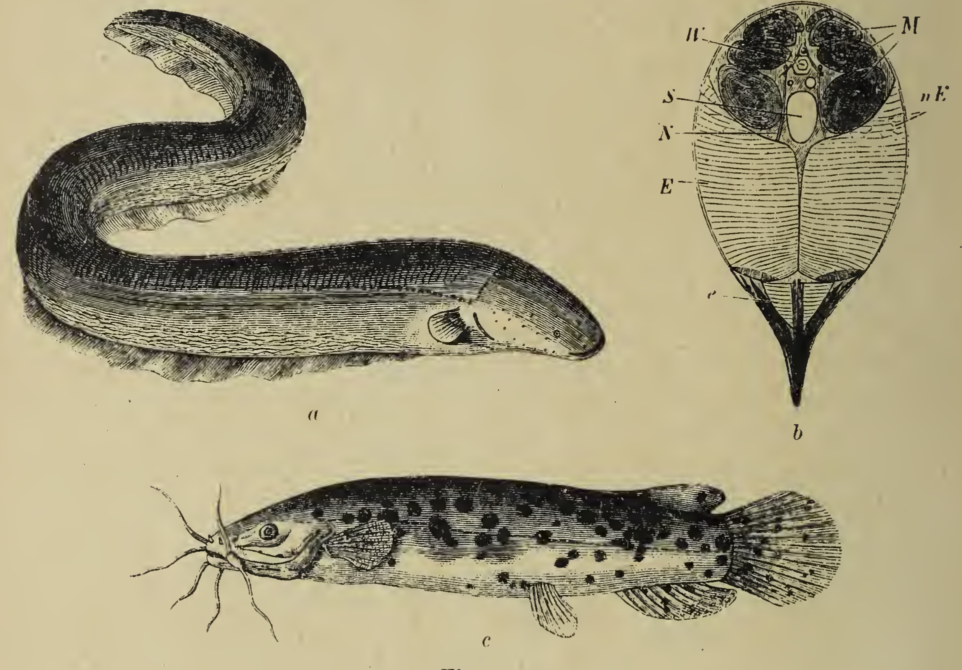


Fig. 79.

a Gymnotus electricus (nach S a c h s). ca. $^1/_{10}$ — *b* Querschnitt durch den Schwanz von *Gymnotus. E* oberes, *e* unteres elektrisches Organ, *nE* S a c h s sches Säulenbündel, *M* Rumpfmuskel, *W* Wirbel, *S* Schwimmblase, *N* elektrischer Nerv (nach S a c h s). — *c Malopterurus electricus* (nach C u v i e r u. V a l e n c i e n n e s). ca. $^1/_{10}$

entwicklung, auch am Schwanze von *Mormyrus* und *Gymnarchus* sowie von *Raja* gefunden und früher unrichtigerweise als pseudo-elektrische Organe bezeichnet; sie sind hier wie die vorausgelegenen Muskelsegmente metamer gegliedert.

---

elektrischen Fische etc. I. Malopterurus electricus. Leipzig 1887. II. Die Torpedineen. Leipzig 1890. E. B a l l o w i t z. Über den feineren Bau des elektrischen Organs des gewöhnlichen Rochen (Raja clavata L.). Anatom. Hefte, VII, 1897. Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses. Jena 1899. H. S c h l i c h t e r, Über den feineren Bau des schwach-elektrischen Organs von Mormyrus oxyrhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXIV, 1906. U. D a h l g r e n and C. F. S i l v e s t e r, The Electric Organ of the Stargazer, Astroscopus (Brevoort). Anat. Anz. XXIX, 1906.

Ihrer Lage nach zeigen die elektrischen Organe beträchtliche Abweichungen, indem sie beim Zitterrochen rechts und links zwischen Kiemen und Vorderteil der Brustflosse gelegen sind (Fig. 80), beim Zitteraal als oberes und unteres Paar sich der Länge nach an

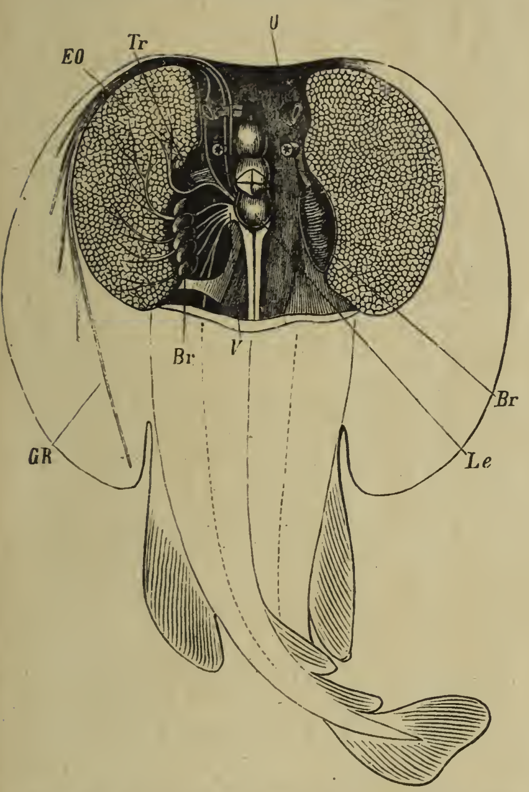


Fig. 80. Zitterrochen *(Torpedo)* mit präpariertem elektrischen Organ *(EO)*. $^1/_4$

Rechterseits bloß die dorsale Fläche des Organs freigelegt, linkerseits die zutretenden Nervenstämme präpariert. *Le* Lobus electricus, *Tr* Nervus trigeminus, *V* Nervus-vagus, *O* Auge, *Br* Kiemen, links die einzelnen Kiemensäcke, rechts dieselben von einer gemeinsamen Muskelschichte bedeckt, *GR* Gallertröhren der Haut (nach Gegenbaur).

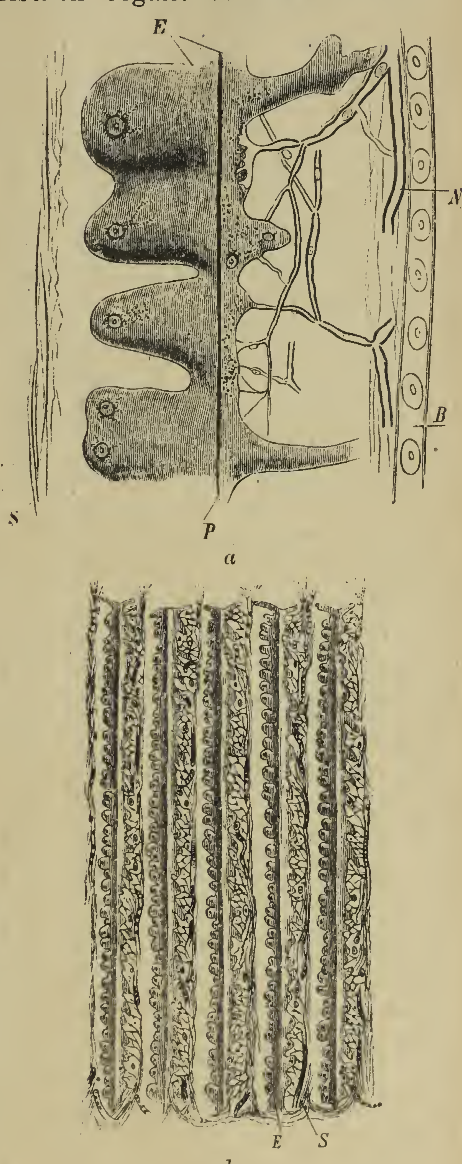


Fig. 81. Längsschnitt durch das elektrische Organ von *Gymnotus*.

a Schnitt durch ein Kästchen (nach Sachs). *S* fibröses Septum, *N* Nerven, *B* Blutgefäß, *E* elektrische Platte mit der Nervenendausbreitung an der Hinterfläche, *P* Pacinische Linie. — *b* Schnitt durch eine Reihe aufeinanderfolgender Kästchen, schwächer vergrößert (nach Fritsch).

den Seiten des mächtigen Schwanzes erstrecken (Fig. 79 *b*) und beim Zitterwels zwischen Muskeln und Haut mantelartig die Seiten des Körpers umhüllen; bei *Astroscopus* sind sie am Kopfe dicht hinter dem Auge zwischen Körper- und Mundhaut eingelagert. Dagegen stimmen die elektrischen Organe im feineren Baue wesentlich überein, indem sie sich aus „Kästchen" zusammen-

setzen, welche bei reihenweise geschichteter Anordnung das Entstehen prismatischer Säulen veranlassen oder auch alternierend neben- und hintereinander lagern *(Malopterurus).* Im ersteren Falle erstrecken sich die Säulen entweder längs der Körperachse *(Gymnotus)* und haben somit eine horizontale Lage, im andern sind sie in dorsoventraler Richtung senkrecht gestellt *(Torpedo);* bei *Astroscopus* besteht jedes elektrische Organ aus einer dorsoventralen Säule von horizontal gelagerten elektrischen Platten. Die Wand jedes Kästchens (Fig. 81 *b*) wird von einem fibrösen Bindegewebsgerüst als Träger der Blutgefäße und Nerven, der Inhalt aus der elektrischen Platte und aus Gallertgewebe gebildet, in welchem jene suspendiert ist. Die elektrische Platte stellt im frischen Zustande eine glasartige homogene Scheibe, in der Regel mit oberflächlichen papillösen Erhebungen dar; sie enthält sternförmige, amöbenähnliche Zellen und wird beim Zitteraal durch eine intermediäre Grenzzone *(Pacinische Linie)* in eine vordere und eine hintere, in die hinteren Papillen übergehende Schichte getrennt, an welche letztere sich die von der Scheidewand übertretenden Nerven mittels hügelförmiger Ausbreitung in ähnlicher Weise wie die motorischen Endplatten an den quergestreiften Muskel anlegen (Fig. 81 *a*). Erwähnenswert mit Rücksicht auf die Entstehung der elektrischen Organe aus quergestreifter Muskulatur ist das Vorkommen einer Mittelschichte von quergestreiften Muskelfibrillenbündeln in der elektrischen Platte bei *Mormyrus oxyrhynchus.* In der elektrischen Platte entwickelt sich infolge der Erregung vom Nerven aus Elektrizität in der Weise, daß die Seite der Platte, an welcher die Endausbreitung des Nerven stattfindet, elektronegativ, die entgegengesetzte freie elektropositiv wird. Dementsprechend erscheint bei *Torpedo* die dorsale, bei *Gymnotus* die vordere Seite des elektrischen Organes elektropositiv. Da die Platten in sämtlichen Kästchen gleichgerichtet sind, summiert sich der Effekt an den Polen der Säulen zu einer beträchtlichen elektrischen Spannung, die im Momente der Berührung beider Pole zur Ausgleichung kommt. Die elektrischen Schläge dienen den elektrischen Fischen zur Betäubung ihrer Beute und zu ihrem eigenen Schutze.

Die auffallende Erscheinung mächtiger Elektrizitätsentwicklung in den elektrischen Organen ist auf die in Muskel, Nerven und Drüsen zu beobachtende, wenn auch sehr schwache Elektrizitätsentwicklung zurückzuführen.

Nervensystem.

Die Irritabilität des Protoplasmas erscheint bei den Metazoen in einzelnen Zellkomplexen in erhöhtem Maße ausgebildet. Diese Zellkomplexe bilden das Nervensystem und die Sinnesorgane. Letztere sind Organe, welche Reize von außen oder innen aufnehmen, die in Erregungen umgesetzt werden. Diese Erregungen werden auf das Nervensystem und durch dieses auf andere Organe des Körpers übertragen. Sinnesorgane und

Nervensystem stehen rücksichtlich ihrer Entwicklung miteinander in innigem Zusammenhang, wie auch die Entwicklung des Nervensystems vor allem mit der Ausbildung des Bewegungsapparates in engster Beziehung steht.

Mit der Funktion der spezifischen Sinnesorgane, Reize von außen aufzunehmen, und der im Anschlusse an diese Sinnesorgane erfolgten Entstehung des Zentralnervensystems hängt die Entwicklung dieser Organe aus der epithelialen Hautbekleidung zusammen.

Bei den *Protozoen* ist keine besondere Struktur als speziell nervöser Natur zu bezeichnen, wenngleich vorstehenden Teilen des Plasmas, wie den Wimpern, bestimmten Borsten, eine erhöhte Reizbarkeit zugeschrieben werden kann.

Unter den Metazoen fehlt den *Spongien* ein besonderes Nervensystem und es wird dasselbe hier durch die allgemeine Irritabilität der Zellen ersetzt.

Eine ursprüngliche und einfache Form des Nervensystems ist das *diffuse* Nervensystem der *Cnidarier,* charakterisiert zunächst durch den Mangel an Centralisation, dann aber auch durch die Lage innerhalb des Hautepithels (Ektoderms) (*Hydroid-* und *Actinien*polypen). Es ist (Fig. 82) bei Polypen über den ganzen Körper ausgebreitet und besteht aus Sinnesnervenzellen und in der Tiefe gelegenen Ganglienzellen (Fig. 83 und 63 *c*). Die von Sinnesnerven- und Ganglienzellen ausgehenden Nervenfasern bilden unter dem Epithel einen Plexus, welcher am dichtesten an der Mundscheibe entwickelt ist. Das Nervensystem erstreckt sich, wenngleich in schwächerer Ausbildung, auch auf das Entoderm.

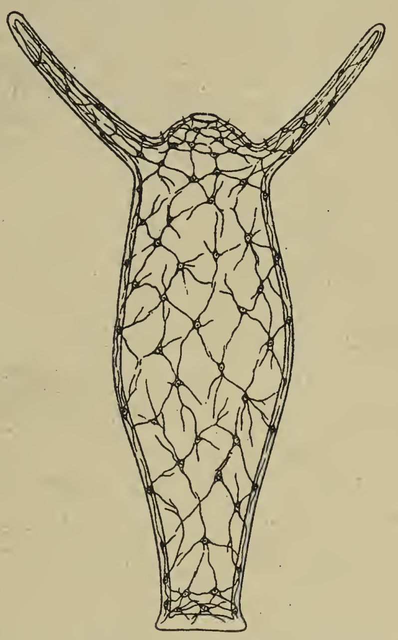


Fig. 82. Diffuses Nervensystem des Ektoderms von *Hydra,* schematisch. (Original.)

Bei den Medusen erscheint das Nervensystem wohl noch im Hautepithel gelegen, jedoch bereits *centralisiert,* im Zusammenhange mit einer Centralisierung der Sinnesapparate. Bei den Hydroidmedusen liegt ein doppelter Nervenzellring am Rande der Scheibe, welchem auch die Sinnesorgane angehören; bei Scyphomedusen finden sich acht Centra am Rande in Verbindung mit den acht Sinnesapparaten vor. Mit diesen centralen Teilen hängt ein Ganglien- und Nervenplexus in der Muskelschichte (Subumbrella) zusammen.

Am Nervensystem der Coelomaten sind stets *Central*teile zu unterscheiden. Sie nehmen auch bei Coelomaten ihre Entstehung vom Haut-

(Ektoderm-)epithel und können diese Lage im Epithel der Haut zeitlebens bewahren (*Sagitta, Phoronis*, manche *Echinodermen* und *Anneliden* [Fig. 78*d*], *Brachiopoden, Balanoglossus*). In den meisten Fällen trennt sich jedoch das Nervensystem von der Haut als besonderes Organsystem ab, indem es in die Tiefe rückt, während die Sinnesorgane die oberflächliche Lage meist beibehalten.



Fig. 83. Längsschnitt durch den Ringnerven einer Scyphomeduse (*Charybdea*) (nach Claus).
Sz Sinneszellen des Ektoderms mit dazwischen gelagerten Stützzellen, *Gz* Ganglienzellen, *Nf* Nervenfasern, *Stl* Stützlamelle, *E* Entoderm.

Eine weitere Differenzierung des Nervensystems gibt sich darin kund, daß die Ganglienzellen und Nervenfasermassen nicht gleichmäßig (plexusartig) verteilt erscheinen, sondern die Ganglienzellen sich zu *Ganglien* konzentrieren, womit die Bildung ganglienzellenfreier oder -armer Nervenfaserverbindungen (*Commissuren*) gegeben ist. Die peripheriewärts verlaufenden Fasern repräsentieren das *peripherische* Nervensystem. Daneben finden sich in der Peripherie des Körpers noch Nervennetze vor.

Eine große Ausbreitung der Ganglienzellen und Nervenfasern bezeichnet eine ursprüngliche Form des Nervensystems, wogegen sich in einer größeren Concentration der Ganglienzellen eine höhere Differenzierungsstufe ausspricht. Für erstere Form diene das Nervensystem der Platyhelminthen (Fig. 84), für letztere die Ganglienkette eines Arthropoden (Fig. 85) und das Centralnervensystem der Wirbeltiere (Fig. 86) als Beispiel.

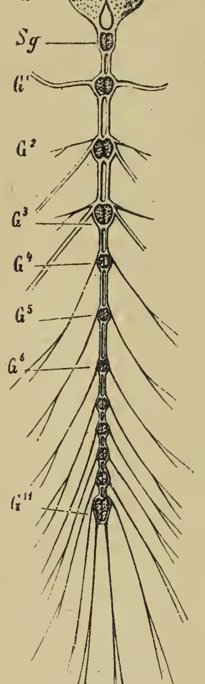


Fig. 85.
Nervensystem der Larve von *Coccinella* (nach Ed. Brandt).
Gfr Ganglion frontale, *G* Gehirn, *Sg* Subösophagealganglion, G^1 bis G^{11} Ganglien der Bauchganglienkette.

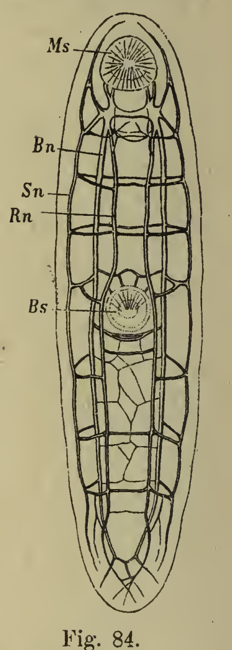


Fig. 84.
Nervensystem von *Distomum isostomum* (nach Gaffron).
Ms Mundsaugnapf, *Bs* Bauchsaugnapf, *Sn* Seitennerv, *Rn* Rückennerv, *Bn* Bauchnerv.

Rücksichtlich seiner Anordnung erscheint das Nervensystem bei den Coelomaten bilateral ausgebildet mit Ausnahme der *Echinodermen*, deren Nervensystem dem Baue des ausgebildeten Tieres entsprechend radiär gestaltet ist (Fig. 87). Auch die Metamerie des Körpers kommt im Nervensystem zum Ausdruck, so in der *Ganglienkette* der *Anne-*

liden und *Arthropoden* (Fig. 85), wie im Rückenmark der *Vertebraten* (Fig. 86).

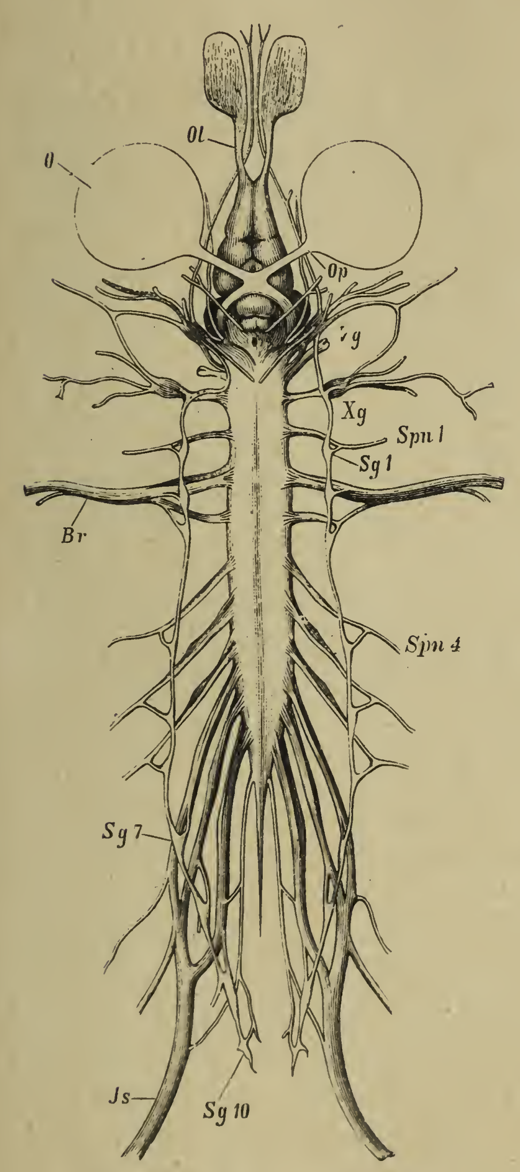


Fig. 86. Nervensystem des Frosches (nach Ecker).

Ol Riechnerv (Olfactorius), *O* Auge, *Op* Sehnerv (Opticus), *Vg* Ganglion Gasseri, *Xg* Ganglion des Vagus, *Spn 1* erster Spinalnerv, *Br* Brachialnerv, *Sg 1* bis *Sg 10* die zehn Ganglien des Grenzstranges des Sympathicus, *Js* Ischiadicus.

Als ein verhältnismäßig selbständiger Teil des Nervensystems sondert sich bei höheren Tieren *(Vertebraten, Arthropoden, Würmern)* das sog. *sympathische* oder *Eingeweidenervensystem (Sympathicus).* Dasselbe (Fig. 86) bildet Ganglien und Geflechte von Nerven, welche zwar im Zusammenhange mit den Zentralteilen des Nervensystems stehen, aber bis zu einem gewissen Grade selbständig sind und vom Willen des Tieres unabhängig die Organe der Verdauung, Zirkulation, Respiration sowie die Harn- und Geschlechtsorgane innervieren, auch bei Störung der Zentralorgane die Weiterfunktion der Eingeweide leiten.



Fig. 87. Schema des Nervensystems eines Seesternes.

N den Schlund umgebender Nervenstrang, welcher die fünf ambulacralen Nervenstränge verbindet.

In Hinsicht des geweblichen Aufbaues enthält das Nervensystem außer den Neuronen noch ein besonderes Stützgewebe, die *Neuroglia,* welches wie das Nervensystem vom Hautepithel entsanden ist und sich auf die Stützzellen des epithelialen Nerven-

systems zurückführen läßt. Solche Stützzellen sind auch in den Sinnesorganen zu finden.

Sinnesorgane.

Die Sinnesapparate sind Organe, welche *äußere* oder *innere,* aus Zustandsänderungen im Organismus entstehende Reize aufnehmen und auf diese mit Erregungen reagieren, die auf das Zentralnervensystem übertragen werden. Wir haben somit exogene (peripherische) und endogene Sinneserregungen zu unterscheiden.

Die spezifischen Sinnesempfindungen haben sich aus der allgemeinen Irritabilität des Protoplasmas gegen Druck, Wärme, Licht, Schallschwingungen und chemische Reize hervorgebildet. Diese einfachen gleichförmigen Empfindungen mehr unbestimmter Art dürften den *Protozoen* sowie den *Spongien* zukommen, bei denen besondere Sinnesapparate nicht beobachtet sind. Vielleicht herrscht schon hier die Empfindlichkeit gegen Druck vor. Es ist wahrscheinlich, daß auch die Sinneszellen niederer Metazoen *(Polypen, niedere Würmer)* eine mehr gleichförmige, allerdings etwas *erhöhte* Erregbarkeit gegen verschiedene Reize besitzen, welche auch bereits den als Sinnesapparate dienenden Borsten und Wimpern der *Ciliaten* zuzuschreiben sein dürfte. Diese allgemeine Irritabilität und Sensibilität scheint desgleichen gewissen im Inneren des Körpers aller Tiere sich findenden sensiblen Nervenendigungen zuzukommen, die sog. *Organempfindungen* vermitteln, d. h. aus Zustandsänderungen im Organismus entstehende Reize aufnehmen. Zu den Organempfindungen gehören die unbestimmten und Allgemeinempfindungen (Eingeweidesensationen, Hunger, Durst).

Als Folge eingetretener Arbeitsteilung ist die Ausbildung der *spezifischen* Sinnesorgane anzusehen, welche bestimmten, den sog. adäquaten Reizen angepaßt sind. So z. B. sind die Sehzellen besonders für Lichtreize empfindlich. Es besteht aber auch bei spezifischen Sinnesorganen eine Erregbarkeit gegen andere Reizarten, jedoch nur eine bestimmte Reaktionsweise (*spezifische Sinnesenergie* Johannes Müller).

Man kann folgende spezifische Sinnesorgane unterscheiden: 1. *Tastorgane,* welche Druckempfindungen, 2. *Temperaturorgane,* die Temperaturempfindungen vermitteln, 3. die *Organe des Muskelsinnes,* welcher Stellungs- und Lageempfindungen vermittelt, 4. *Geschmacks-* und 5. *Geruchsorgane,* die zur Aufnahme chemischer Reize eingerichtet sind, 6. die Drehungsempfindungen vermittelnden *statischen Organe,* welchen überdies eine wichtige reflektorische Tätigkeit, die Erhaltung des Körpergleichgewichtes, zukommt, 7. *Gehörorgane,* die durch Schall erregt werden, 8. die lichtempfindlichen *Sehorgane.*

Diese Unterscheidung knüpft sich an die Erfahrungen am eigenen Leibe, nach welchen wir auf die Sinnesempfindungen der Tiere gemäß dem übereinstimmenden Bau der betreffenden Organe mit jenen unseres Körpers

schließen. Es ist indessen nicht ausgeschlossen, daß die Tiere auch Sinnesempfindungen besitzen, für welche uns ein Analogon fehlt.

Tastorgane

nennt man jene Sinnesorgane, welche Druckempfindungen vermitteln. Sie[1]) erscheinen im allgemeinen über die ganze Haut verbreitet, sind aber besonders an exponierten Stellen des Körpers wie Tentakeln, Cirren, zu finden. Als spezifische Tastorgane lassen sich im allgemeinen alle Sinneszellen auffassen, welche an ihrer freien Fläche mit langen starren, frei vorragenden Haaren ausgestattet sind. Solche Zellen liegen entweder einzeln zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen oder aber in Gruppen, zuweilen in der eigentümlichen Anordnung der sog. Sinnesknospen (Fig. 88) gehäuft. Bei

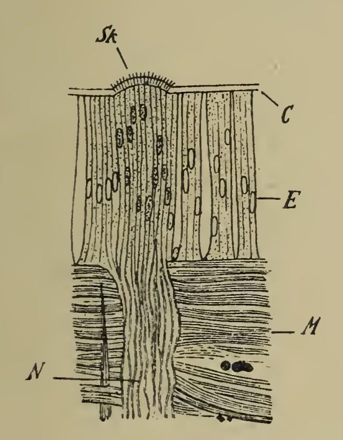


Fig. 88. Hautsinnesknospe *(Sk)* von *Lumbricus terrestris (herculeus)* (nach Hesse).
E Hautepithel, *C* Cuticula, *N* Nerv, *M* Muskeln.

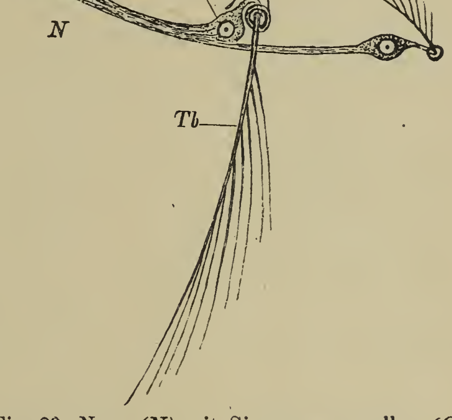


Fig. 89. Nerv *(N)* mit Sinnesnervenzellen *(G)* unterhalb der Tastborsten *(Tb)* aus der Haut der Larve von *Corethra plumicornis.*

Sinnesknospen ist eine Gruppe mit Härchen an der Oberfläche besetzter Zellen von Hüllzellen eingeschlossen (Mollusken, Anneliden).

Die Tastorgane der Arthropoden erscheinen im Zusammenhange mit der Ausbildung einer Cuticula über dem Hautepithel gleichfalls mit einer Cuticula bedeckt, welche sich über dem weit vorragenden Sinnesfortsatz als *Tastborste* (Fig. 89) erhebt, die wieder mit Nebenborsten besetzt, auch beweglich eingelenkt sein kann.

Unter den Vertebraten treten bei den im Wasser lebenden Formen die Tastorgane als Sinnesknospen, jenen der Wirbellosen ähnlich, auf. Derartige Sinnesknospen *(Endknospen, becherförmige Organe)* finden sich bei den Fischen über den ganzen Körper verbreitet, am zahlreichsten jedoch an

[1]) Fr. Merkel, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880. G. Retzius, Biologische Untersuchungen. I—XIII. Stockholm 1890—1906. E. Botezat, Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXIV. 1906. Vergl. überdies Dogiel u. a.

den Flossen, Lippen und Barteln. Sie ragen meist kuppenartig über das Niveau der Epidermis hervor.

In die Kategorie der Tastorgane gehören auch die Sinnesorgane der *Seitenlinie* bei Fischen und den im Wasser lebenden Amphibien sowie deren Larven. Der Bau dieser Sinnesknospen (Fig. 90) unterscheidet sich von jenem der Endknospen darin, daß die mit Stiften ausgestatteten Sinneszellen kürzer als die sie umgebenden Hüllzellen sind. Die Sinneshügel der Seitenlinie liegen entweder frei (wasserbewohnende Amphibien) oder sind in Kanäle der Epidermis eingelagert (Fische). Auch die als *Savische Bläschen* bekannten, unter der Haut gelegenen Organe des Zitterrochens sowie wohl auch die *Lorenzinischen Ampullen* (Gallertröhren) der Selachier (Fig. 80) gehören in die Reihe dieser Organe. Die sog. Seitenlinien funktionieren als Organe, durch welche dem Tiere Bewegungen des Wassers mitgeteilt werden. Früher wurden sie als Organe eines sechsten Sinnes gedeutet.

Bei den landbewohnenden Vertebraten finden sich Tastorgane verschiedener Art vor: Erstens die *Tast-* oder *Merkel*schen Zellen (Fig. 91) in der Epidermis der Säuger, Zellen mit einem anliegenden, schalenartigen, sog. Tastmeniskus, dem Fibrillenendnetz eines Nerven; sodann die *Tastflecken* der Batrachier, Reptilien und Vögel, bestehend aus einer Tastzelle oder einer Gruppe mehrerer unter der Epidermis in der Cutis gelegenen Tastzellen, an denen je ein Nervenzweig mit einem Tastmeniskus endet. Zuweilen (Reptilien, Vögel) sind diese Tastzellen zu *Tastkörperchen* vereinigt. Von letzteren unterscheiden sich die *Grandryschen Körperchen* der Schnabelhaut und Mundhöhle gewisser Vögel (Lamellirostres, Nachtraubvögel) dadurch, daß bei denselben eine oder mehrere Tastzellen mit Menisken von einer besonderen bindegewebigen Kapsel umgeben sind; meist sind zwei Tastzellen vereinigt, zwischen denen der Nerv in einem Tastmeniskus sich ausbreitet (Fig. 92 *a*).

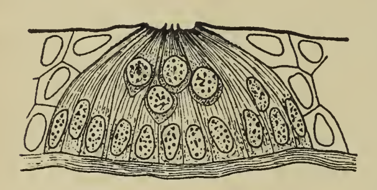


Fig. 90. Sinnesknospe der Seitenlinie einer Salamanderlarve. (Original.)



Fig. 91. Stück Epidermis vom Schweinsrüssel mit Tastzellen *(Tz)*. *M* Tastmeniskus, *N* Nervenfaser (nach Ranvier).

Bei Reptilien, Vögeln und Säugern treten in der Cutis der Haut und den sensiblen Schleimhäuten besondere Tastkörperchen, sog. *Kolbenkörperchen*, auf. Für alle ist eigentümlich, daß sie aus einem sog. Innenkolben bestehen, der von einer bindegewebigen Hülle umschlossen wird. Zu diesen Kolbenkörperchen gehören die *Krauseschen Endkolben* der sensiblen Schleimhäute, längliche Kolbenkörperchen mit zarter Bindesubstanzhülle, sowie die *Herbstschen Körperchen* der Vögel (Fig. 93 *a*), von mehr gedrungener Gestalt und mit dicker geschichteter Bindegewebshülle. Bei

ersteren ist der Innenkolben ein lymphatischer Raum, in welchem eine kolbig angeschwollene Nervenfaser endet; bei letzteren besteht er aus einer Doppelsäule von Zellen, zwischen denen der Nerv mit den Kolbenzellen anliegenden Scheiben (Neurofibrillennetzen) endigt.

Endlich sind die *Meißnerschen Körperchen* der Säugetiere (Fig. 92 *b*) anzuführen. Sie liegen in den oberen Schichten der Cutis (in reichster Menge an der Volar- sowie Plantarfläche der Extremitäten bei den Primaten), sind ovoid und besitzen eine mehrschichtige Hülle aus quer zur Längsachse gelagerten Zellen, in deren Mitte 1—2 Nerven sich in einem Endbäumchen verästelnd endigen.

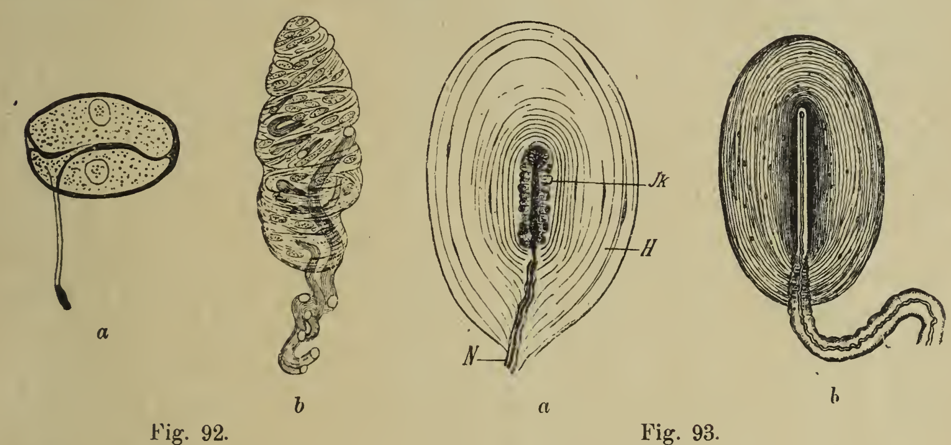


Fig. 92.

a Tastkörperchen aus dem Schnabel der Ente (nach Merkel), *b* Meißnersches Körperchen (nach Kölliker) mit zutretenden Nervenfasern.

Fig. 93.

a Herbstsches Körperchen vom Vogel. *N* Nerv, *JK* zelliger Innenkolben, *H* Hülle (nach Dogiel). *b* Vater-Pacinisches Körperchen aus dem Mesenterium der Katze (nach Ecker).

Als Tastorgane fungieren auch die Haare der Säugetiere, welche mit Nervenendigungen versehen sind, besonders die vorstehenden Grannenhaare; auch sind hier die Tastfedern einiger Vögel zu erwähnen.

Bei Vertebraten sowohl als Evertebraten wurden ferner *freie* Nervenendigungen, bezw. Fibrillenendnetze in der Epidermis, bei Vertebraten solche und auch knäuelförmige Endverzweigungen (Endknäuel) in der Cutis beobachtet.

Temperaturorgane.

Tast- und Temperaturorgane sind anatomisch nicht unterscheidbar. beide scheinen sowohl von freien Nervenendigungen als Krauseschen Endkolben, sowie auch Meißnerschen Körperchen repräsentiert zu sein.

Organe des Muskelsinnes und der Organempfindungen.

Als Organe des Muskelsinnes fungieren bei Wirbeltieren die sog. *Muskel-* und *Sehnenspindeln,* spindelförmige Gebilde in den Muskeln, bezw. Sehnen, welche ein reichverästeltes Nervenendbäumchen enthalten, daneben

wohl auch die Vater-Pacinischen Körper der Muskeln und Gelenke. Die *Vater-Pacinischen Körperchen* (Fig. 93 *b*), welche noch sonst im Körper bei höheren Wirbeltieren sehr verbreitet vorkommen (so in dem Unterhautbindegewebe, im Mesenterium, an den Geschlechtsorganen), sind Kolbenkörperchen von länglich-eiförmiger Gestalt und bestehen aus einer parallel zur Oberfläche geschichteten, aus zahlreichen Lamellen gebildeten Hülle, in deren Achse die Nervenfaser in einem besonderen, der Kolbenzellen entbehrenden sog. Innenkolben verläuft und hier mit einem Fibrillennetz endigt.

Die Vater-Pacinischen Körper dürften neben anderen Kolbenkörperchen und freien Nervenendigungen überhaupt speziell den Organempfindungen dienen.

Geruchsorgane.

Geruchsorgane sind Sinnesorgane, die gewisse chemische Reize gasförmiger Substanzen zur Perzeption bringen. Bei niederen wasserbewohnenden Tieren ist der Geruchssinn kaum scharf von dem Geschmackssinn abzugrenzen.

Bei den Wirbellosen betrachtet man als Geruchsorgane bewimperte, mit Sinneszellen ausgestattete Gruben *(Geruchsgruben)* (Fig. 94). Solche finden sich in der Nähe der Nervencentra, so bei den Scheibenquallen oberhalb der Randkörper, bei Turbellarien, Nemertinen, Anneliden, Cephalopoden am Kopfe, bei den übrigen Mollusken am Eingange der Mantelhöhle in der Nähe der Atmungsorgane.

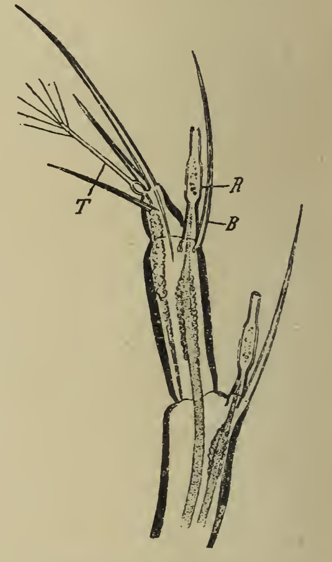


Fig. 95. Endglieder der 1. Antenne von *Asellus aquaticus*. *B* Haarborsten, *T* Tastborste, *R* Riechborste mit zutretenden Nerven (nach Leydig).

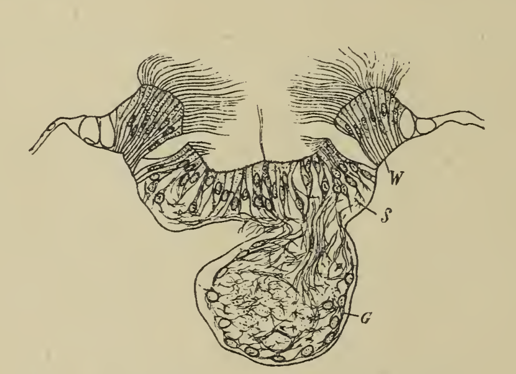


Fig. 94. Geruchsgrube (Osphradium) von *Pterotrachea* im Querschnitt (Original). *G* Osphradialganglion, *S* Sinneszellen, *W* Wimperzellen.

Bei den Arthropoden werden als *Geruchsborsten* eigentümliche cuticulare Anhänge betrachtet, welche bei den Crustaceen vornehmlich an der ersten Antenne, bei Insekten an den Antennen und Palpen zu finden sind.

Die Geruchsborsten oder *Spürhaare* der Crustaceen (Fig. 95) haben zylindrische Gestalt, weisen eine zarte Cuticula und an der Spitze ein glänzendes Körperchen auf. Das Innere der Borste wird von dem feinstreifigen Ausläufer einer Sinnesnervenzelle oder einer Gruppe solcher, vergleichbar einer Sinnesknospe, eingenommen. Bei den Insekten (Fig. 96) sind die als Geruchsorgane anzusprechenden Borsten ihrer Gestalt nach als Kegel,

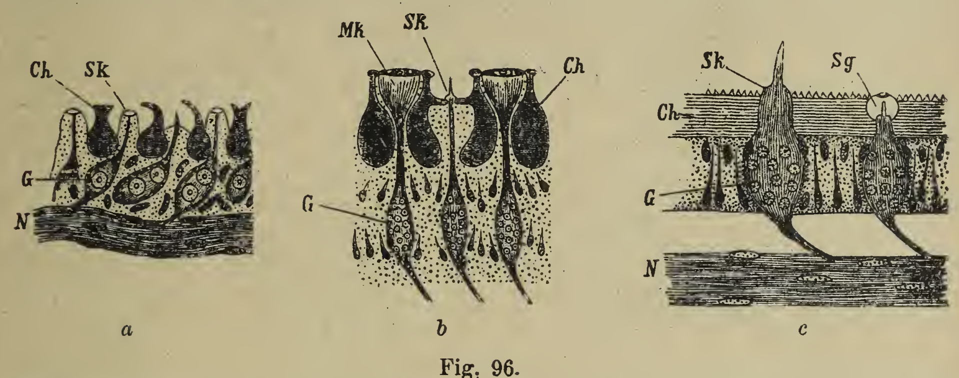


Fig. 96.

a Durchschnitt durch eine Antennenlamelle des Maikäfers, *N* Nerv, *Ch* Cuticula, *G* Sinneszellen der in Gruben befindlichen Sinneskegel *(Sk)*; *b* durch die Antenne von *Cetonia aurata*, *Mk* Membrankanal; *c* durch die Antenne einer Heuschrecke *(Gomphocerus rufus)*. *Sg* Sinnesgrube (nach vom Rath).

Zapfen und Kolben ausgebildet. Sie ragen frei vor oder sind einzeln oder gruppenweise in Gruben eingesenkt. Unter der von einer zarten Cuticula gebildeten Borste ist selten eine, in der Regel eine Gruppe von Sinneszellen zu finden, deren Fortsätze durch einen Kanal der dicken Chitinschichte (Porenkanal) in die Borste hineinragen. An den Antennen mancher Insekten *(Hymenopteren, Coleopteren)* sind auch sog. *Membrankanäle* beobachtet worden. In diesem Falle ist keine Sinnesborste ausgebildet, sondern die Sinneszellengruppe endet unterhalb einer zarten Chitinmembran, die den Porenkanal der Chitindecke verschließt (Fig. 96 *b*). Die Verschlußplatte entspricht dem reduzierten Sinneshaar.

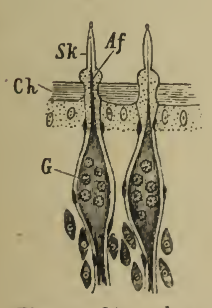


Fig. 97. Sinneskegel *(Sk)* der Zunge von *Vespa vulgaris*.
Af Achsenfaden, *G* Sinneszellen (nach vom Rath)

Bei den Wirbeltieren sind die Geruchsorgane paarige, oberhalb des Mundes gelegene Gruben, welche in Vertiefungen, die Nasenhöhlen, zu liegen kommen, die bei den mittels Lungen atmenden Vertebraten durch hintere Öffnungen (Choanen) mit der Mundhöhle kommunizieren. Das Epithel der Riechgrube (Fig. 73) weist zweierlei Zellen auf, die schlanken Riechzellen, welche an ihrer freien Fläche Sinneshärchen tragen und wie in den Geruchsgruben der Wirbellosen am basalen Ende in eine Nervenfaser auslaufen, sowie zwischen denselben gelegene bewimperte oder wimperlose Stützzellen. Bei einigen Fischen und den im Wasser lebenden Amphibien sind die Riechzellen wie in den Sinnesknospen gruppenweise angeordnet (Geruchsknospen Blaue).

Geschmacksorgane

Die der Mundhöhle eigene Sinnesempfindung ist der Geschmackssinn, durch welchen gewisse chemische Reize löslicher Substanzen zur Perzeption gelangen.

Bei den Wirbellosen sind die Geschmacksorgane übereinstimmend mit den Geruchsorganen gebaut und es ist ihre Bedeutung als Geschmacksorgane nur aus der besonderen Lage am Eingange oder innerhalb der Mundhöhle zu erschließen. Bei den *Insekten*, denen eine Geschmacksempfindung mit Rücksicht auf die Auswahl der Nahrung zuzuschreiben ist,

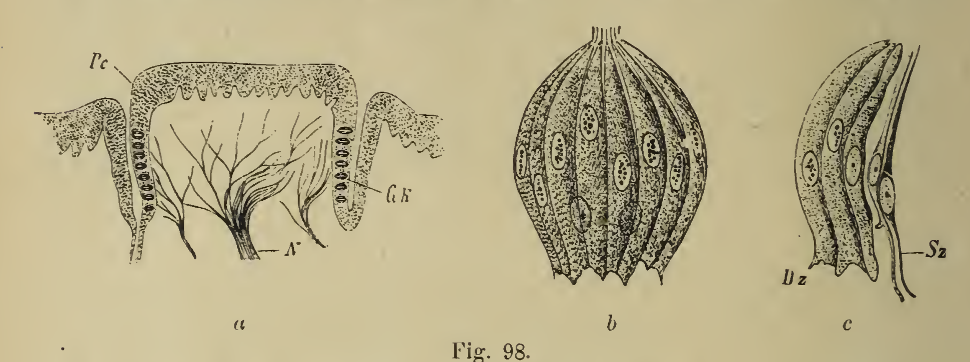


Fig. 98.

a Durchschnitt durch eine Papilla circumvallata des Kalbes (nach Engelmann). *N* Nerv, *Gk* Geschmacksknospen in der Seitenwand der Papille *Pc*. — *b* isolierte Geschmacksknospe aus dem seitlichen Geschmacksorgane des Kaninchens. — *c* isolierte Stütz- oder Deckzellen *(Dz)* und Geschmackszellen *(Sz)*.

sind den Geruchsborsten gleichende Sinnesborsten der Mundhöhle, der Maxillen und der Unterlippe als *Geschmacksborsten* in Anspruch zu nehmen (Fig. 97). *Mollusken* und *Anneliden* besitzen Sinnesknospen am Eingange der Mundhöhle, die als *Geschmacksknospen* gedeutet werden.

Was die Wirbeltiere betrifft, so finden sich von den Fischen bis zu den Säugern in der Mundhöhle den Endknospen in der Haut der Fische gleichende *Geschmacksknospen* (Schmeckbecher, Fig. 98). Bei den Säugetieren treten sie in größter Menge an den Papillae circumvallatae und der Papilla foliata, mehr vereinzelt an den Papillae fungiformes der Zunge auf.

Statische Organe. Gehörorgane.

Gehörorgane sind Sinnesorgane, durch welche die Perzeption von Schallwellen vermittelt wird. In neuerer Zeit wird jedoch die Bedeutung der Gehörorgane als solcher bei niederen Tieren bis inklusive die Fische bezweifelt und es werden diese Organe als *statische Organe* (Gleichgewichtsorgane) aufgefaßt, d. h. als Organe, welche das Tier über die Lage und Bewegung des Körpers im Raume orientieren, somit Orientierungsempfindungen (Drehungsempfindungen) vermitteln. Es gründet sich diese Ansicht auf Versuche bei niederen Tieren im Anschlusse an jene bei Wirbeltieren, deren Bogengänge an dem Gehörlabyrinth sich als statische Organe

erweisen; auch die Otolithenorgane von Utriculus und Sacculus der Wirbeltiere sind von dieser Bedeutung, daher die *Otolithen* oder *Otoconien* (Gehörsteine) besser als *Statolithen* oder *Statoconien* zu bezeichnen. Nach Mach hat sich das Gehörorgan aus einem Tastorgan durch Adaption an

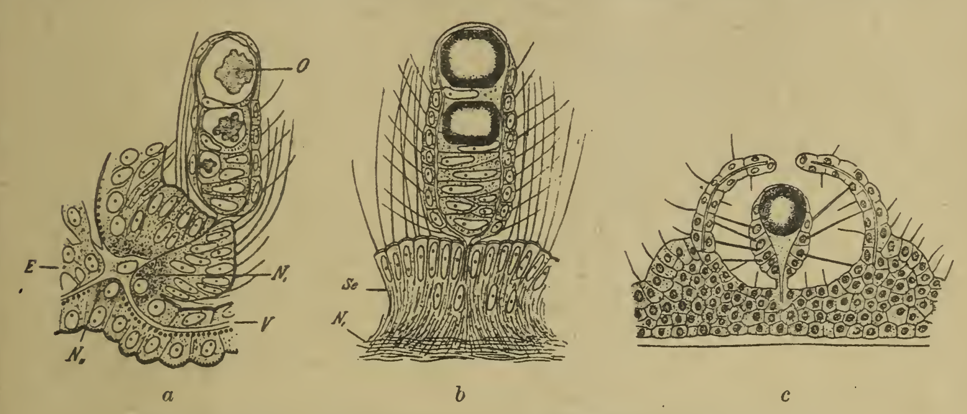


Fig. 99. Statische Kölbchen von Hydroidmedusen (nach Hertwig).

a Querschnitt durch den Schirmrand von *Cunina lativentris* mit dem statischen Kölbchen, O Statolith im Entoderm, N, exumbrellarer, N,, subumbrellarer Nervenring, E Entoderm des Ringkanales, V Velum. — b Statisches Kölbchen von *Cunina lativentris* von der Fläche gesehen. Se Sinnespolster, N, exumbrellarer Nervenring. — c in eine Grube eingeschlossenes statisches Kölbchen von *Rhopalonema velatum*.

periodische Reize entwickelt, es vermag die Beziehung desselben zur Bewegung daher nicht zu überraschen. Sehr wahrscheinlich ist der statische Sinn bei diesen Organen der phylogenetisch ältere. Sicher dienen der Gehörempfindung die Schnecke der Säugetiere und das homologe Organ der Vögel, Krokodile, Frösche, desgleichen die tympanalen Organe der Insekten.

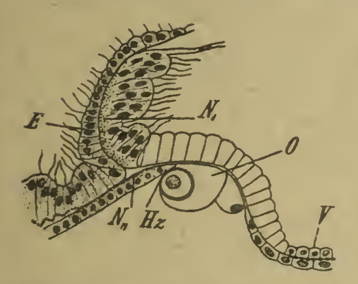


Fig. 100. Schnitt durch die statische Grube einer Hydroidmeduse *(Mitrocoma)* (nach Hertwig).

O Statolithenzelle, Hz Sinneszelle, N, exumbrellarer, N,, subumbrellarer Nervenring, E Entoderm des Ringkanales, V Velum.

Die Gehör-, bezw. statischen Organe treten an verschiedenen Körperstellen auf, bei Medusen in radiärer Anordnung am Scheibenrande, bei Coelomaten symmetrisch verteilt zumeist am Kopfe, seltener am hinteren Körperende *(Mysis)* oder im Rumpfe (chordotonale Organe der *Insekten),* und in Extremitäten *(Locustiden, Achetiden).*

Die Gehör-, bezw. statischen Organe treten auf als:

1. *Statische Kölbchen.* Solche finden sich am Scheibenrande gewisser Hydromedusen (*Trachymedusen*, Fig. 99). Sie gehören dem exumbrellaren Nervenring an, besitzen die Gestalt kleiner Tentakel und sind auch als modifizierte Randtentakel zu betrachten. In den äußersten entodermalen Achsenzellen finden sich Kristalle (Konkremente), die *Statolithen.* Als Sinneszellen fungieren entweder die ectodermalen Epithelzellen der Kölb-

chen oder der Sinnespolster, denen sie aufsitzen. Alle diese Zellen tragen lange Sinneshaare. Die Kölbchen sind in manchen Fällen von einer Epithelfalte des Ectoderms umwuchert und dadurch in ein (zuweilen noch offenes) mit Seewasser erfülltes Bläschen eingeschlossen (Fig. 99 *c*).

2. *Statische Gruben* finden sich bei den *Vesiculaten (Leptomedusen)* unter den Hydromedusen. Sie gehören dem subumbrellaren Nervenring an und schließen sich bei den meisten Formen zu mit Seewasser gefüllten Bläschen (statischen Bläschen). Diese statischen Gruben (Fig. 100) werden von ectodermalen Epithelzellen ausgekleidet; unter denselben enthalten einige blasig vorspringende Zellen Konkremente. Jeder konkrementhaltigen Zelle liegen Reihen von Sinneszellen an, deren bügelförmig gebogene Haare die Konkrementzellen berühren (vergleiche Fig. 101 b).

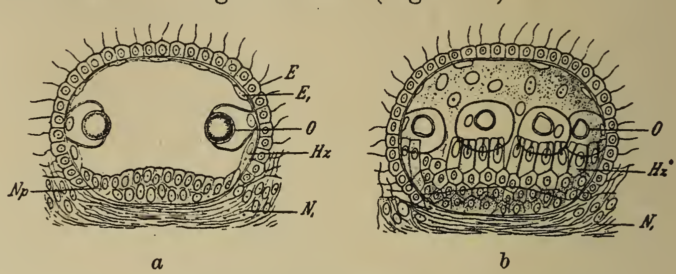


Fig. 101. Statocyste von *Eucheilota* (nach Hertwig).

a im optischen Durchschnitt, *b* Flächenansicht. — *E* Exumbrellares, *E,* subumbrellares Ectoderm, *O* Statolith in der Zelle, *Hz* Sinneszelle, *Np* Nervenpolster, *N,* exumbrellarer Nervenring.

Auch das im Basalgliede der ersten Antenne gelegene statische Organ der *decapoden Crustaceen* gehört diesem Typus an. Es ist eine durch eine Spalte geöffnete Grube der Haut, die mit von außen eingedrungenem Wasser erfüllt ist. An der Wand der Grube erhebt sich eine Leiste *(Crista statica)* mit zarten, beweglich eingelenkten Sinnesborsten. Die Konkremente werden hier durch aufgenommene Sandkörnchen repräsentiert. Bei *Mysis* unter den Schizopoden findet sich ein derartiger Sinnesapparat im Innenast des 6. Abdominalfußes, doch ist das Konkrement hier ein Sekretionsprodukt.

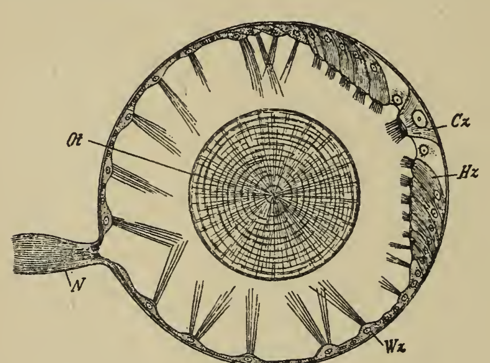


Fig. 102. Statocyste eines Heteropoden *(Pterotrachea)* (nach Claus).

N Nervus staticus, *Ot* Statolith im Innern der mit Flüssigkeit erfüllten Blase, *Wz* Wimperzellen, *Hz* Sinneszellen, *Cz* zentrale Sinneszelle der Macula statica.

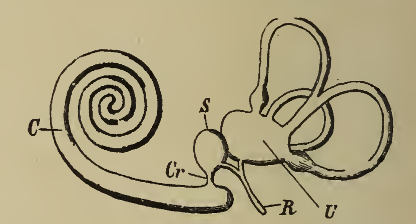


Fig. 103. Schema des Säugetierlabyrinthes (nach Waldeyer).

U Utriculus mit den drei Bogengängen, *S* Sacculus, *C* Ductus cochlearis, *Cr* Ductus reuniens, *R* Ductus endolymphaticus.

3. *Statische Bläschen, Gehörbläschen (Statocysten, Otocysten).* Statocysten finden sich außer bei Hydroidmedusen *(Vesiculaten)* bei Würmern *(Turbellarien, Anneliden)* sowie Mollusken. Die Bläschen stammen von grubenförmigen Einsenkungen des Ektoderms ab, wobei zuweilen (z. B. bei *Arenicola marina, Branchiomma vesiculosum* unter den Anneliden, den *Protobranchiata, Pecten* unter den Muscheltieren) die ursprüngliche Einstülpungsöffnung erhalten bleibt. Die Wand der Blase (Fig. 101) wird von einem Epithel gebildet, in welchem Sinneszellen und in der Regel Flimmerzellen zu unterscheiden sind. Die Sinneszellen können auch an einer Stelle zu einer *Macula statica* gehäuft sein (Fig. 102). Das Bläschen ist mit Flüssigkeit *(Endolymphe)* erfüllt und enthält suspendiert ein großes Konkrement *(Statolithen)* oder zahlreiche kleine Steinchen *(Statoconien).* Im statischen Bläschen der Hydroidmedusen liegen die Statolithen in besonderen Zellen (Fig. 101), welchen die Sinneszellen reihenweise anliegen.

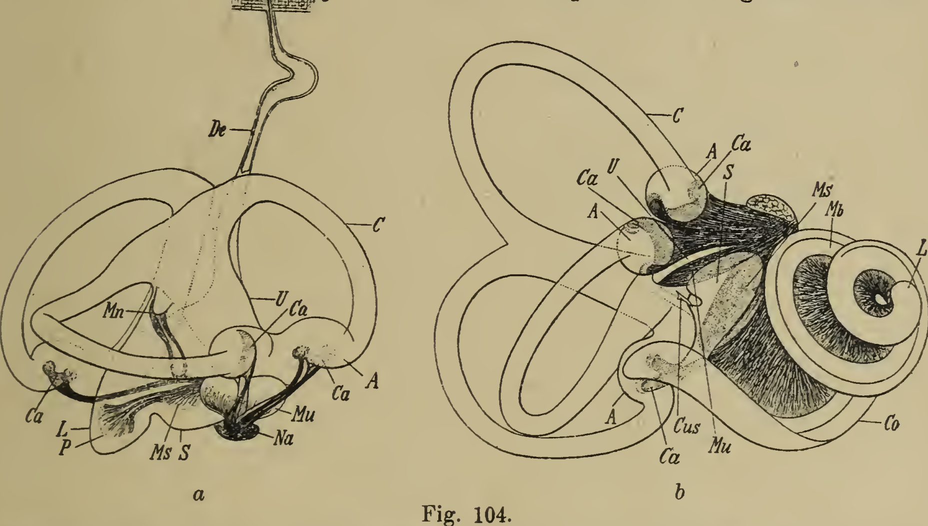


Fig. 104.

a Gehörlabyrinth, bezw. statisches Organ von *Scylliorhinus canicula*, *b* vom *Kaninchen* (nach G. Retzius). *U* Utriculus, *C* Ductus semicirculares, *L* Lagena, *Co* Schneckengang, *De* Ductus endolymphaticus, *A* Ampullen, *Mu* Macula acustica utriculi, *Ms* Macula ac. sacculi, *Mn* Macula ac. neglecta, *Ca* Crista ampullaris, *P* Papilla acustica lagenae, *Mb* Membrana basilaris des Cortischen Organs, *Cus* Canalis utriculosaccularis, *J* Kopfhaut, *Na* Hörnerv.

Statocystenartige Sinnesorgane sind unter den *Insekten* bloß bei einigen Dipteren in der Antenne sowie im Abdomen nachgewiesen.

Das Gehör- und statische Organ der Vertebraten (Fig. 103) ist gleichfalls auf ein vom Hautepithel abgeschnürtes Bläschen zurückzuführen, welches in seltenen Fällen den Zusammenhang mit der Haut noch bewahrt (Fig. 104 *a*); doch bleibt das Bläschen nicht einfach, sondern erfährt eine Reihe von Komplikationen; es ist als „häutiges Labyrinth" bekannt. Das ursprünglich einfache Bläschen teilt sich in zwei Abschnitte, *Utriculus* und *Sacculus.* Von ersterem entstehen die drei Bogengänge *(Ductus semicirculares)*, welche an ihrer Einmündung in den Utriculus eine Erweiterung

(Ampulle) besitzen. Vom Sacculus bildet sich die *Lagena* und der bei den Säugern spiralig gewundene Schneckengang *(Ductus cochlearis)* aus.

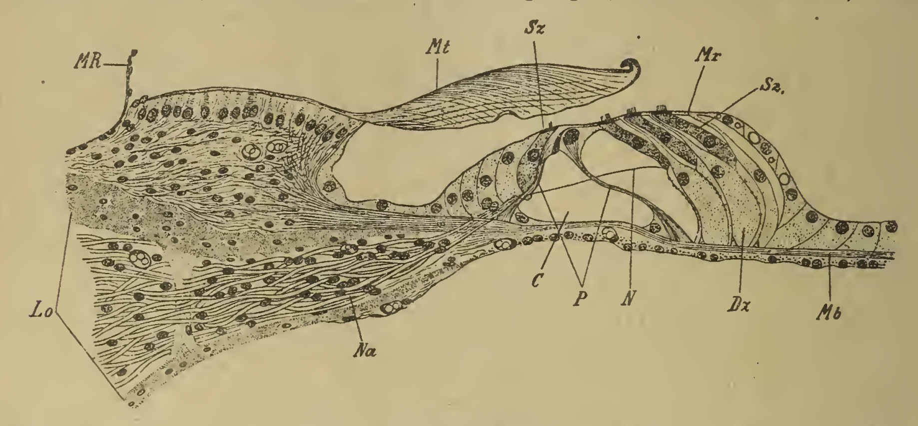


Fig. 105. Schnitt durch das Cortische Organ des Meerschweinchens (nach K. C. Schneider). *Mb* Membrana basilaris, *P* Pfeilerzellen, *C* Tunnel (Canalis Corti), *Sz* innere, *Sz,* äußere Hörzellen, *Dz* Deiterssche Zellen (Stützzellen), *Mr* Membrana reticularis, *Na* Hörnerv, *N* radialer Tunnelnerv, *Mt* Membrana tectoria (von den Sinneszellen abgehoben), *MR* Ansatz der Membrana Reissneri, *Lo* Lamina spiralis ossea der Schnecke.

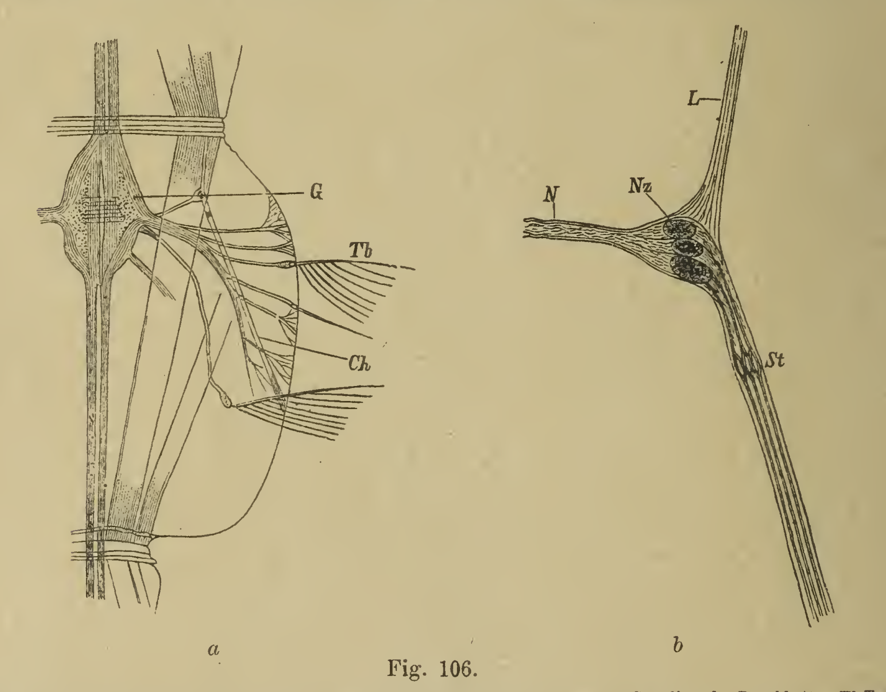


Fig. 106.

a Abdominalsegment der Larve von *Corethra plumicornis*. *Ch* Chordotonalorgan, *G* Ganglion der Bauchkette, *Tb* Tastborste. — *b* Chordotonalorgan stärker vergr. *Nz* Sinneszellen, *St* Stifte, *L* Ligament, *N* Nerv (nach Graber).

Ferner hängt mit dem Sacculus ein Schlauch zusammen, der *Ductus endolymphaticus.* Das Sinnesepithel besteht aus mit Haaren versehenen Sinneszellen und aus Stützzellen. Es findet sich (Fig. 104) an der drei Ampullen der Bogengänge auf leistenartigen Vorsprüngen *(Cristae ampul-*

lares) und ragt mit seinen Sinneshaaren in eine von den Stützzellen ausgeschiedene kuppelförmige Gallerte, die sog. Cupula, sodann als sog. *Maculae*

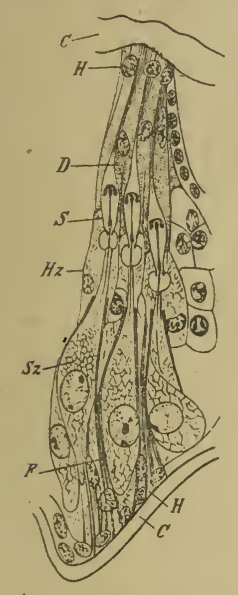


Fig. 107. Großes Chordotonalorgan aus der Haltere von *Syrphus balteatus* im Längsschnitt (nach Pflugstaedt).
C Chitincuticula, *H* Hypodermis, *F* Fasern der Befestigungszellen, *D* Deckzellen, *Hz* Hüllzellen, *Sz* Sinneszellen, *S* stiftförmige Körperchen.

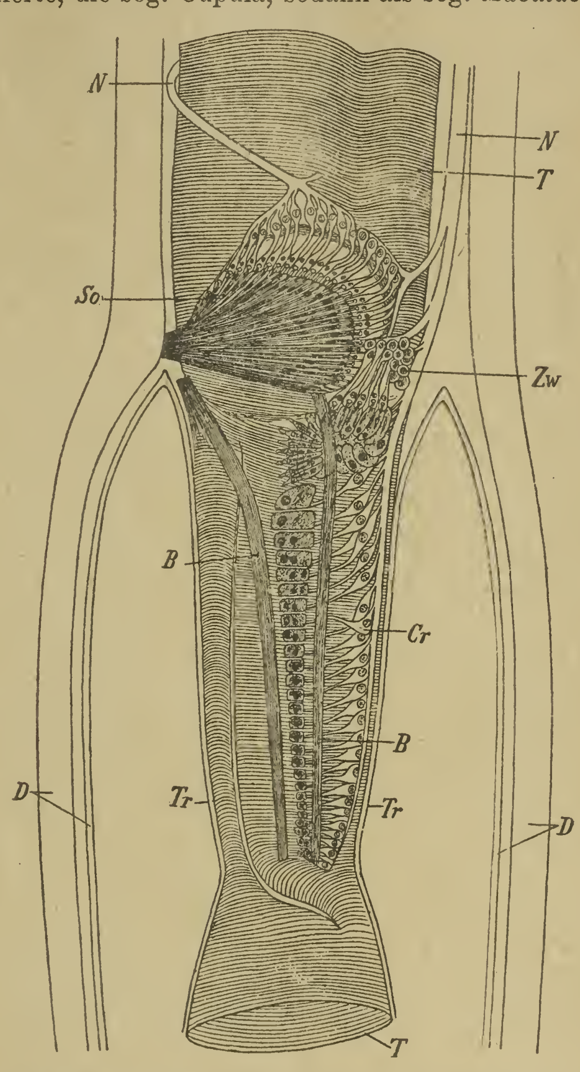


Fig. 109. Gesamtbild der tibialen Sinnesapparate von *Decticus verrucivorus* (Locustide) (nach Schwabe).
Cr Tympanalorgan (Crista acustica), *Zw* Zwischenorgan, *So* Subgenualorgan, *N* Nerven, *T* Trachee, *B* Tragebänder der Crista acustica, *Tr* Trommelfelle, *D* Trommelfelldeckel.

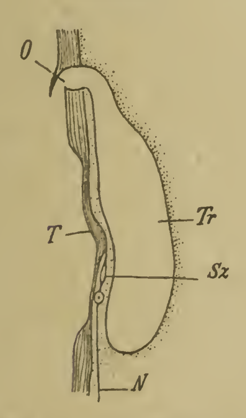


Fig. 108. Tympanales Gehörorgan eines *Acridiers* im Schnitt, schematisch dargestellt (nach Graber).
O Stigma, *T* Trommelfell, *Tr* Tracheenblase, *Sz* Sinneszelle, *N* Nerv.

acusticae im Utriculus und Sacculus, endlich in der Lagena und der Schnecke die *Papilla acustica lagenae* und die *Papilla acustica basilaris cochleae* (Cortisches Organ). Das Labyrinth ist mit Flüssigkeit *(Endolymphe)* erfüllt und enthält oberhalb der Maculae acusticae Steinchen (Oto-, Statolithen, bezw. Oto-, Stato-

conien), die einer gallertigen Ausscheidung, der Oto-(Stato-)lithenmembran, aufgelagert sind.

An dem hochdifferenzierten Cortischen Organ der Säugetierschnecke (Fig. 105) liegt inmitten der Sinneszellen ein Bogen, der aus zwei gegeneinander gelehnten Pfeilern (eigentümlichen Stützzellen) besteht und einen Kanal (Tunnel, Cortis Kanal) überdacht. Die Sinneszellen und die Stützzellen erscheinen oberflächlich in einem netzförmigen Rahmen, der sog. Membrana reticularis, eingelassen. Von oben wird das Cortische Organ von einer dicken cuticularen Membran *(Membrana tectoria* oder *M. Corti)* überdeckt, welche die Haare der Hörzellen des Cortischen Organs berührt; unten liegt das Cortische Organ der *Basilarmembran* auf, die aus radialen elastischen Fasern besteht.

Bei den am Lande lebenden Vertebraten kommen noch weitere Hilfsorgane hinzu: die nach außen durch das Trommelfell verschlossene Paukenhöhle mit der Tuba Eustachii sowie die in der Paukenhöhle eingeschlossenen Gehörknöchelchen, endlich der zuerst bei Reptilien auftretende äußere Gehörgang und bei den Säugetieren die schallaufnehmende Ohrmuschel.

4. Gehörorgane eines besonderen Typus sind die *chordotonalen* (?) und *tympanalen* Sinnesorgane der Insekten.

Die *chordotonalen* Organe kommen in weiter Verbreitung vor und sind saitenartig zwischen zwei Stellen der Körperwand in der Leibeshöhle ausgespannte Stränge (Fig. 106). Sie bestehen aus einer Gruppe langgestreckter Sinneszellen, welche mit dem distalen Ende an die Haut reichen, am anderen Ende durch ein Ligament befestigt sind. Der Nerv tritt seitlich an den am unteren Ende umgebogenen Sinneszellen hervor, welche sog. Stifte enthalten. Diese Stifte sind chitinige, das Nervenende enthaltende Kapseln, vergleichbar den freien Sinneskegeln (Schwabe). Meist beteiligen sich mehrere Zellen am Aufbau einer Einheit dieses Sinnesapparates (sog. Skolopophors) (Fig. 107). Es besteht die Vorstellung, daß diese Saiten, durch Schallwellen in Schwingungen versetzt, Gehörempfindungen vermitteln. Möglicherweise handelt es sich aber um Organe, welche Zug- und Spannungsempfindungen ähnlich den Organen des Muskelsinnes vermitteln, oder auch um statische Organe.

Die *tympanalen* Gehörorgane (Fig. 108) werden bei den mit Zirporganen begabten Orthopteren, einigen Lepidopteren und Hemipteren beobachtet. Sie liegen bei den *Acridiiden* am 1. Abdominalsegment, bei den *Locustiden* und *Achetiden* in den Schienen des ersten Thoracalbeines, bei *Pyraliden* und *Geometriden* am 1. und 2. Abdominalsegmente, bei *Noctuiden* und einigen *Bombyciden* in den Seiten des Thorax, bei *Corixa* am Mesothorax. Sie sind mit den chordotonalen Organen nahe verwandt und unterscheiden sich von denselben durch das Hinzutreten schallverstärkender Apparate.

Die Cuticula der Haut ist da, wo diese Sinnesapparate liegen, verdünnt und von einem verdickten Rahmen umgeben, in welchem der ver-

dünnte Teil trommelfellartig ausgespannt erscheint. Bei den *Locustiden* ist das Trommelfell, das hier wie bei den *Achetiden* in zweifacher Zahl auftritt, tief eingesenkt und wird von einem durch eine Hautduplikatur gebildeten Deckel überwölbt (Fig. 109). Hinter dem Trommelfell findet sich eine blasenförmige Erweiterung der Trachee und an dem Trommelfell, zwischen diesem und der Blase, oder in die Tiefe an die Tracheenblase verlagert, liegen die gruppen- oder reihenweise angeordneten Sinneszellen mit Stiften.

Ein weiteres ähnliches Organ (Subgenualorgan) wurde in der Tibia aller Beinpaare verschiedener Orthopteren (Fig. 109 *So*), ein einfacheres Organ gleicher Art in den Schienen bei Ameisen, ferner bei *Chloroperla, Termes* u. a., nachgewiesen.

Sehorgane.

Die Sehorgane[1]) (Augen) sind jene spezifischen Endapparate sensibler Nerven, durch welche im einfachsten Falle Licht, bei höherer Ausbildung ein Bild der Gegenstände empfunden wird. Irritabilität gegen Lichtreize kennen wir bei einer Anzahl augenloser Tierformen *(Polypen, Regenwurm, Mollusken,* zahlreiche Larven), indem dieselben Hell und Dunkel unterscheiden können. Auch bei Tieren, welche bereits Augen besitzen *(Molge, Phyllodromia, Landpulmonaten),* erweist sich die Haut, wenn diesen Tieren die Augen entfernt werden, als durch Licht erregbar (photodermatischer Sinn).

In jedem Sehorgan erscheinen als wichtigste Bestandteile die lichtempfindenden Sinneszellen (Sehzellen), welche, wenn in einer kontinuierlichen Schichte gelagert, die sog. *Retina* (Netzhaut) zusammensetzen.

Die Sehzellen besitzen an ihrer Ober- oder Seitenfläche einen Mantel senkrecht nebeneinander geordneter Stiftchen, der im Schnitt als Stiftchensaum erscheint, oder sie endigen in einem sog. Stäbchen oder Zapfen; seltener finden sich im Innern der Sehzellen vakuolenartige Gebilde (Stiftchensaumvakuolen und Phaosomen, Hesse).

Wir sehen ferner auch Pigment fast regelmäßig auftreten, das entweder den Sehzellen selbst oder besonderen Zellen angehört; es besitzt die

[1]) Vgl. Joh. Müller, Zur vergleichenden Physiologe des Gesichtssinnes. Leipzig 1826. R. Leuckart, Organologie des Auges. Graefe u. Sämisch, Handbuch der Ophthalmologie, II. 1876. H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879. J. Lubbock, Ameisen, Bienen und Wespen. Leipzig 1883. V. Graber, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. Prag 1884. J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere. München-Leipzig 1885. W. Patten, Eyes of Mollusks and Arthropods. Mitteil. zool. Station Neapel. VI. 1886. S. Exner, Die Physiologie des facettierten Auges von Krebsen und Insecten. Leipzig u. Wien 1891. C. Chun, Leuchtorgane und Facettenaugen. Bibl. Zool. XIX. 1896. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I—VIII. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1896—1902. Ferner die Abhandlungen von Th. Beer, Über Accommodation des Auges. Pflügers Arch., 1892—1898. A. Tschermak, Studien über das Binocularsehen der Wirbelthiere. Ebendas. 1902.

Bedeutung einer Blende oder aber der optischen Isolation. Doch gibt es auch Fälle, wo das Pigment im Sehorgan fehlt. Endlich können *lichtbrechende Apparate* (dioptrischer Apparat), wie Linse, Glaskörper, hinzukommen, welche entweder bloß die Lichtwirkung verstärken oder ein Bild des Objektes auf der Retina entwerfen.

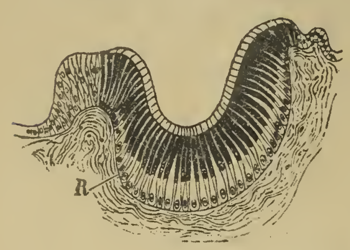


Fig. 110. Napfauge von *Patella* im Durchschnitt (nach Carrière).
R Retina.

Augen finden sich in der Regel in Verbindung mit dem Centralorgan des Nervensystems; so bei den Medusen in radiärer Anordnung am Rande der Scheibe, bei den fünfstrahligen Seesternen am Ende der ambulacralen Arme, bei bilateralsymmetrischen Tieren in bilateraler Anordnung am vorderen, häufig zum Kopf ausgebildeten Körperabschnitte. Indessen können Augen auch an anderen dem Lichte exponierten Körperstellen auftreten, wie am Mantelrande einiger Lamellibranchiaten *(Pecten, Lima, Arca)*, am Rücken bei *Oncidium* (einer Lungenschnecke), unter den Gliederwürmern bei *Branchiomma* an den Kiemenfäden, bei *Polyophthalmus* zu je einem Paar an der Seitenlinie zahlreicher Segmente, bei *Piscicola* am hinteren Saugnapfe.

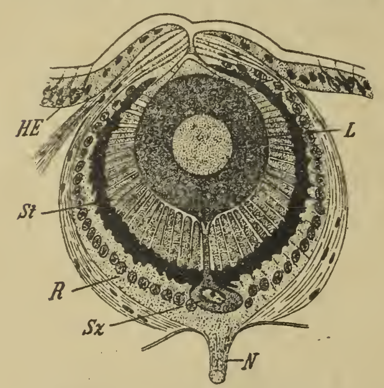


Fig. 111. Napfauge von *Phyllodoce laminosa* (Annelid) im Medianschnitt (nach Hesse).
N Sehnerv, *R* Retina mit Pigmentzone, *St* Sehstäbchen der Retina, *L* lichtbrechender Körper, *Sz* Secretzelle desselben, *HE* Hautepithel mit Cuticula.

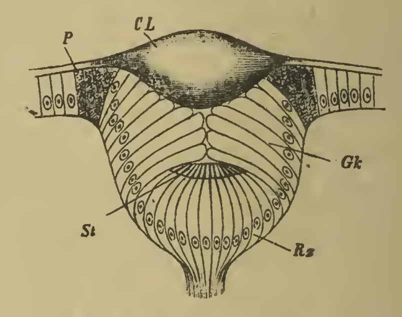


Fig. 112. Durchschnitt durch das Punktauge einer Käferlarve (nach Grenacher).
CL Cuticularlinse, *Gk* die unterliegenden durchsichtigen Hypodermiszellen, als Glaskörper bezeichnet, *P* Pigment der peripherischen Zone derselben, *Rz* Retinazellen, *St* Stäbchen derselben.

Es lassen sich folgende wichtigste Augenformen unterscheiden:

1. *Augenflecke.* Sie bestehen aus einer größeren Zahl von Sehzellen, zwischen denen Pigmentzellen gelegen sind; ein solcher Sehapparat findet sich in gleicher Flucht mit dem angrenzenden Körperepithel, zuweilen nicht scharf begrenzt; Augenflecke treffen wir z. B. bei Medusen (einige *Anthomedusen, Aurelia)*.

2. *Napfaugen* (Sehgruben). Die Retina ist hier grubenförmig vertieft. Ein Napfauge einfacher Art findet sich bei *Hydroidmedusen*, bei *Lima*,

Patella, einigen *Polychaeten*. Bei *Patella* (Fig. 110) wechseln Sinneszellen, die an ihrer Oberfläche ein Stäbchen (Stiftchensaum) besitzen, mit pigmentführenden Stütz-(Secret-)zellen ab, welche den gallertigen Überzug abscheiden, der die freien Enden der Sehzellen bedeckt. Einen tieferen Becher stellt das Auge von *Nautilus* dar. Bei *Haliotis* erscheint das noch stärker vertiefte Auge mit einer glashellen, als Glaskörper funktionierenden Secretkugel erfüllt. Hier schließt sich im Bau das Auge vieler Polychaeten an (Fig. 111).

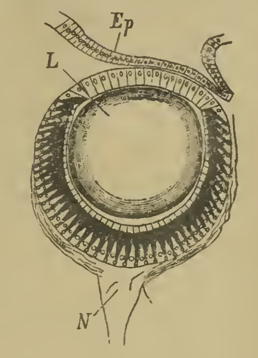


Fig. 113. Auge von *Helix* (nach Carrière). *Ep* Pellucida externa, unter ihr die Pellucida interna, *L* Linse, *N* Nerv, dessen Fasern in die Retina gehen.

In etwas anderer Weise erscheint das Napfauge von Schwimmkäferlarven (Fig. 112) kompliziert. Den Grund des tiefer eingezogenen Bechers nimmt die Gruppe von Sehzellen ein, welche an der Oberfläche Zapfen (Stiftchensaum Hesse) tragen. Die sich anschließenden durchsichtigen Zellen bilden vor den Sehzellen einen Glaskörper, während die Randzellen an dem Übergange zu der gewöhnlichen Hypodermis Pigment führen und einen ringförmigen, irisartigen Pigmentring bilden. Oberhalb der Sehgrube ist überdies die Cuticula linsenartig verdickt. Diesen Typus des einschichtigen Napfauges zeigen auch die Augen der *Myriapoden* und die Seitenaugen des *Skorpions*.

Bei *Spinnen* (hier die hinteren Mittelaugen und die Seitenaugen) sowie einigen *Insekten* (bei diesen die sog. Stirn- oder Punktaugen, Stemmata) ist das Napfauge zweischichtig, indem vor der Grube der Retina eine besondere Epithelschichte, die auch als Glaskörper bezeichnet wird, liegt. Auch kommt es in diesem Auge bei manchen Insekten sowie Arachnoideen zu rhabdomartigen Bildungen wie im zusammengesetzten Auge.

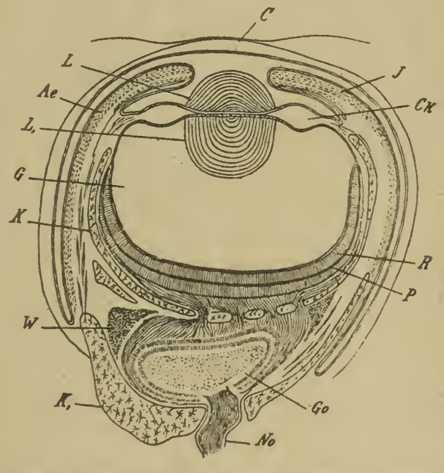


Fig. 114. Schnitt durch das Auge von *Sepia*, schematisch (nach Hensen, verändert). *No* Sehnerv, *Go* Ganglion opticum, *R* Retina, *P* Pigmentzone derselben, *G* Glaskörper, *L* äußeres, *L,* inneres Segment der Linse, *CK* Ciliarkörper (Corpus epitheliale), *J* Iris, *C* Cornea, *Ae* Argentea externa, *K* Augapfel-, *K,* Kopfknorpel, *W* sog. weißer Körper (Lymphdrüse).

In einigen Fällen (hintere Mittelaugen und Seitenaugen der *Spinnen)* findet sich hinter der Retina eine aus kleinen Kriställchen bestehende Schichte, das sog. *Tapetum*. Das aus dieser Schichte reflektierte Licht läßt diese Augen leuchtend erscheinen.

3. *Blasenaugen.* Sie (Fig. 113) sind vom Napfauge durch Verschluß desselben zu einer Blase und Ablösung von dem Hautepithel abzuleiten.

Die Retina nimmt die hintere größere Hälfte der Augenblase ein; die vordere Wand wird von durchsichtigen Epithelzellen gebildet und als Pellucida interna bezeichnet. Das über dem Auge gelegene Epithel der Haut ist gleichfalls durchsichtig und wird als Pellucida externa unterschieden. Das Lumen der Augenblase enthält eine lichtbrechende Substanz, die in Linse und Glaskörper geschieden sein kann. Die lichtbrechenden Substanzen sind ein Secretionsprodukt der Augenblase. Derartige Blasenaugen besitzen die *Gastropoden*, die *Alciopiden*, *Peripatus*.

Das Blasenauge der *dibranchiaten Cephalopoden* (Fig. 114) zeigt weitere Kompli-

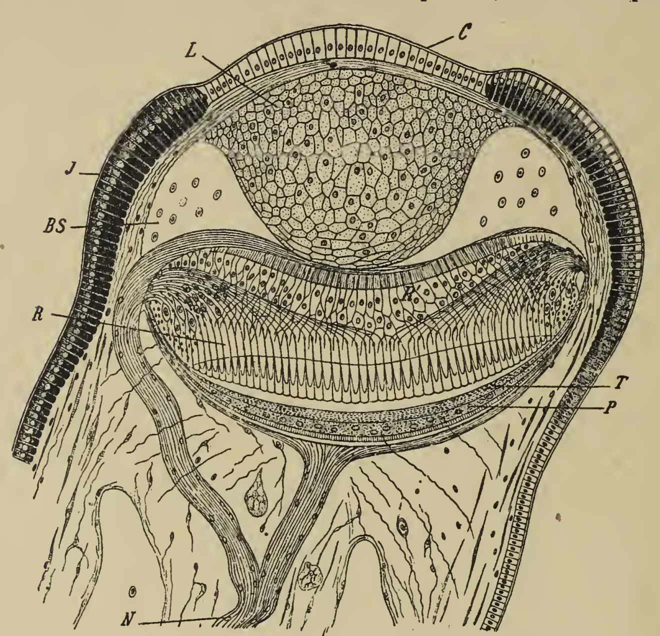


Fig. 115. Schnitt durch das Mantelauge von *Pecten jacobaeus* (nach Patten).

C Cornea, *L* Linse, *J* pigmentiertes Hautepithel, einen irisartigen Saum bildend, *BS* Blutsinus um die Linse, *R* Retina, *R'* revertierter vorderer Retinaabschnitt (Hesse), *T* Tapetum, *P* Pigmentepithel, *N* Sehnerv.

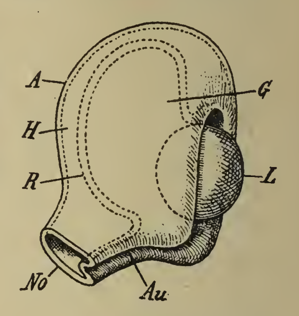


Fig. 116. Plastische Darstellung des embryonalen Augenbechers eines Vertebraten mit Linse *(L)* und Glaskörper *(G)* (nach O. Hertwig).

A äußere zum Pigmentepithel, *R* innere zur Retina werdende Wand des Bechers, *H* mit der Höhle des Vorderhirnbläschens kommunizierender Hohlraum, der später verschwindet, *No* Sehnerv, *Au* Augenspalte.

kationen. Hier kommt zu der von der inneren Pellucida ausgeschiedenen Linse eine zweite, von der Pellucida externa secernierte Linse hinzu. Ferner erhebt sich die Haut im Umkreise der Linse zu einer Ringfalte, welche Pigment führt und als Iris bezeichnet wird. Endlich wird das Auge nochmals von einer tiefen ringförmigen Hautfalte überwachsen, deren vor der Linse gelegener durchsichtiger Abschnitt die Hornhaut (Cornea) bildet. Diese Falte schließt sich in vielen Fällen nicht vollständig, so daß eine ziemlich weite Öffnung in der Cornea übrig bleibt *(Oigopsidae)*. Bei den *Myopsiden* und *Octopoden* dagegen wird die Öffnung sehr eng oder vollkommen geschlossen. Durch diese neue Faltenbildung entsteht vor der Linse ein weit um die Augenblase herumreichender Raum (vordere Augenkammer).

Nach dem Typus des Blasenauges ist auch das Parietalauge von *Sphenodon* und *Lacertiliern* gebaut; doch wird hier die Linse aus Zellen der Pellucida interna gebildet.

4. *Inverse Blasenaugen.* Es sind becherförmige Augen, welche aus einer blasenförmigen Anlage (primäre Augenblase) durch Rückstülpung der dem Lichte zugewendeten Wand der Blase hervorgehen. Nach diesem Typus sind die paarigen Augen der *Wirbeltiere,* die Mantelaugen von *Pecten,* vielleicht auch die Rückenaugen von *Oncidium* gebaut. Auch das Mittelauge des *Skorpions* und von *Limulus,* ferner die vorderen Mittelaugen (Hauptaugen) der *Spinnen* sowie die *Phalangiden*augen sind invertierte Augen.

Fig. 117. Schematischer Durchschnitt des menschlichen Auges (nach Toldt).

No Sehnerv, *Sc* Sclera, *Ch* Chorioidea, *R* Retina, *F* Fovea centralis der Macula lutea, *Os* Ora serrata, *G* Glaskörper, *L* Linse, *Z* Zonula ciliaris (Zinni), *Pc* Corpus ciliare, *Mc* Musculus ciliaris, *J* Iris, *C* Cornea, *I* vordere, *II* hintere Augenkammer.

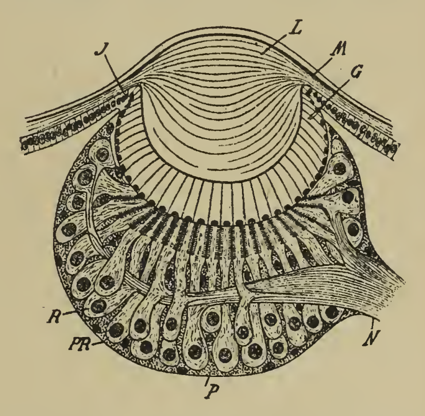


Fig. 118. Invertiertes Auge (vorderes Mittelauge) von *Tegenaria domestica* im Längsschnitt.

L cuticulare Linse, *M* pigmentierte Mittellage derselben, *G* Glaskörper, *J* Iris, *N* Sehnerv, *P* pigmentiertes Zwischengewebe, *R* Retinazellen, *PR* postretinale Membran (nach Widmann kombiniert).

Die primäre Augenblase entsteht bei den Wirbellosen durch Einstülpung von der Haut aus, bei den Wirbeltieren als Ausstülpung vom Medullarrohre. Die *vordere* Wand der Blase (Fig. 115) wird zur Retina, die hintere Wand zu einem Pigmentepithel. Da der Entstehung gemäß die freie Fläche der Epithelzellen dem Lumen der Augenblase zugekehrt ist, sind die Stäbchen, bezw. Stiftchensäume der Retinazellen nach hinten gegen das Pigmentepithel gerichtet; beim invertierten Spinnenauge hingegen entwickelt sich der Stiftchensaum an dem dem Lichte zugekehrten Ende (Fig. 118). Der Sehnerv (Nervus opticus) tritt vom Vorderrande an die Retina heran. Bei den Vertebraten und Spinnen dagegen durchsetzt der Opticus die Retina (Fig. 117). Dieses Verhalten ist sekundär; auch hier tritt der Sehnerv zur Zeit der Entwicklung (Fig. 116) vom Rande an die Retina heran, rückt aber später vom Rande bei den Vertebraten längs einer sich später schließenden Spalte (*Chorioidealspalte,* fötale Augenspalte) gegen die Mitte.

An der Stelle, wo der Sehnerv die Retina durchsetzt, wird nicht gesehen, da hier die Sinneszellen fehlen. Es ist dies die als Mariottescher blinder Fleck bekannte Stelle im Sehfelde.

Die Rückstülpung der primären Augenblase zu einem Becher erfolgt durch die Entwicklung der Linse, welche sich, ausgenommen die Arachnoideen, die eine cuticulare Linse besitzen (Fig. 118), aus Zellen aufbaut und durch eine besondere Wucherung, bezw. Einstülpung *(Vertebraten)* des Hautepithels entsteht.

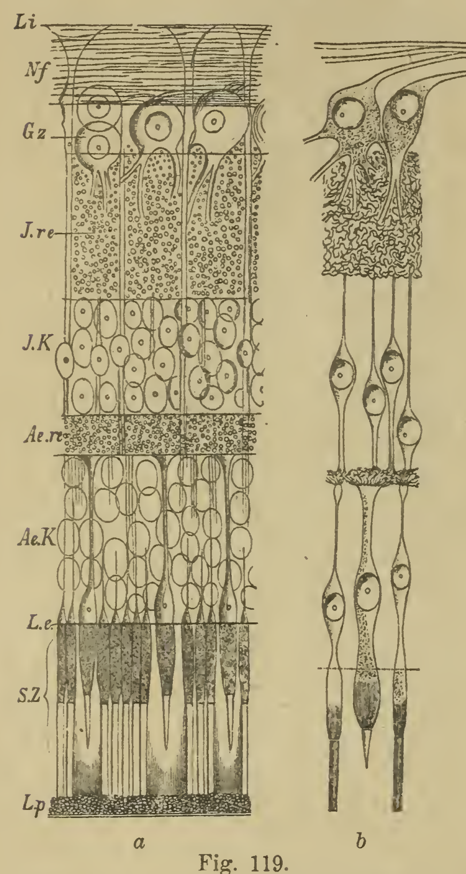


Fig. 119.
a Schematischer Durchschnitt der Retina (nach M. Schultze, mit Modifikationen nach Schwalbe). *Li* Limitans interna, *Nf* Nervenfasern, *Gz* Ganglienzellen, *J.re* innere reticuläre Schichte, *J.K* innere Körnerschichte, *A.re* äußere reticuläre Schichte, *Ae.K* äußere Körnerschichte, *L.e* Limitans externa, *S.Z* Stäbchen-Zapfen-Schichte, *Lp* Lamina pigmenti. — *b* Schematische Darstellung der Gliederung der Retina (nach M. Schultze).

Das über der Linse gelegene Epithel ist durchsichtig und bildet die Cornea zusammen mit einer Lage von Bindegewebe, welches sich zwischen Linse und Epithel einschiebt und in seiner Fortsetzung eine Hülle *(Sklera)* um den Augenbecher bildet.

Am Wirbeltierauge (Fig. 117) unterscheidet man zu äußerst eine feste bindegewebige Hülle, die *Sklera,* deren vor der Linse gelegener stärker vorgewölbter und durchsichtiger Teil als *Cornea* (Hornhaut) bezeichnet wird. Nach innen folgt eine zweite Bindegewebsschichte, die Aderhaut *(Chorioidea),* die Trägerin der Blutgefäße und des Pigmentes; sie setzt sich nach vorn in die Iris fort, welche eine zentrale Öffnung, das Sehloch *(Pupilla),* besitzt. Am Ursprung der Iris bildet die Chorioidea einen verdickten Ring (Ciliarkörper, *Corpus ciliare).* Nach innen von der Chorioidea liegt der Augenbecher, dessen hintere Wand ein Pigmentepithel *(Lamina pigmenti)* ist, während die Vorderwand zur Retina wird.

Die Retina hört in einiger Entfernung von dem Corpus ciliare auf. Von dieser Stelle *(Ora serrata)* an ist die Vorderwand des Augenbechers wie das Pigmentepithel ausgebildet und es erstrecken sich beide Schichten noch bis an den freien Rand der Iris. Die Retina (Fig. 119) läßt eine Anzahl von Schichten erkennen; sie erweist sich bei näherer Untersuchung aus drei

Gliedern aufgebaut: 1. einer Ganglienzellenschichte, deren Elemente mit den Opticusfasern zusammenhängen, andererseits in ein Gewirre von Verästelungen sich verzweigen; 2. einer Schichte bipolarer Ganglienzellen mit einem Geflecht von Ausläufern; 3. den Sinnesepithelzellen, die mit Stäbchen und Zapfen an der Oberfläche ausgestattet sind. An einer in der optischen Achse des Auges gelegenen Stelle der Retina (*Macula lutea* mit der Fovea centralis) sind die Sehzellen viel kleiner und alle mit Zapfen ausgestattet. An dieser Stelle findet das deutlichste Sehen statt.

Der ganze Augenbulbus ist mit lichtbrechenden Substanzen erfüllt. Die am stärksten lichtbrechende ist die Linse, deren Kapsel durch Fasern, der sog. *Zonula ciliaris (Zinni)*, mit dem Corpus ciliare verbunden ist. Hinter der Linse ist der Augenbulbus mit dem Glaskörper *(Corpus vitreum)*, einer gallertigen Substanz, die zum Teil von der Basis der Retina, zum Teil von Bindegewebszellen, die durch die fötale Augenspalte eindringen, ihre Entstehung nimmt, erfüllt. Der Raum zwischen Cornea und Iris (die vordere Augenkammer) sowie jener zwischen Iris und Linse (hintere Augenkammer) enthalten die wässerige Flüssigkeit *(Humor aqueus)*.

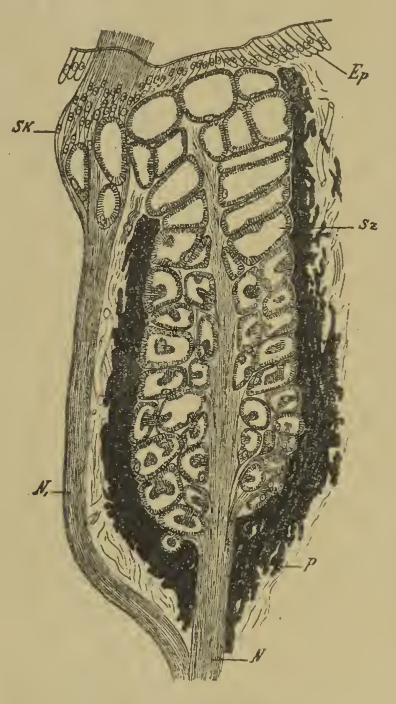


Fig. 121. Auge von *Hirudo medicinalis* (nach Hesse).
Sz Sehzellen, P Pigment, N Sehnerv, N, Nerv zur Sinnesknospe *(SK)*, Ep Hautepithel.


Fig. 120. Auge von *Tristomum molae* (nach Hesse).

Hinter der Retina findet sich bei einigen Vertebraten und Evertebraten ein aus kleinen irisierenden Kristallen oder aus Fasern bestehendes, Licht reflektierendes *Tapetum* vor *(Pecten, Raub-* und *Huftiere, Selachier)* (Fig. 115).

5. *Invertierte Pigmentbecherocellen.* Bei diesen handelt es sich um intraepithelial, meist jedoch subepithelial gelegene Sehorgane, die aus einer Sehzelle oder einer Gruppe zuweilen epithelartig angeordneter Sehzellen bestehen, welche gegen einen im einfachsten Falle aus einer einzigen Zelle bestehenden Pigmentbecher invertiert sind.

Augen dieses Baues sind bei limicolen *Polychaeten* und bei *Platyhelminthen* (Fig. 120) verbreitet. Hieher gehören ferner das Medianauge der *Crustaceen*, die Sehorgane der *Chaetognathen* und die Ocellen im Rückenmark von *Branchiostoma*.

Zu den invertierten Pigmentbecherocellen sind auch die Augen der

Hirudineen zu rechnen. Für letztere ist eigentümlich, daß die Sehzellen im Innern eine vakuolenartige Differenzierung (Stiftchensaumvakuole) besitzen, an deren Peripherie sich ein intracellulärer Stiftchensaum findet, welcher den Stäbchenbildungen (oberflächlichem Stiftchensaum) anderer Sehzellen zu vergleichen ist. Bei *Hirudo medicinalis* (Fig. 121) besteht das Auge aus zahlreichen derartigen Sehzellen, welche einen tiefen, schlanken Pigmentbecher erfüllen, an dessen Grund der Sehnerv eintritt.

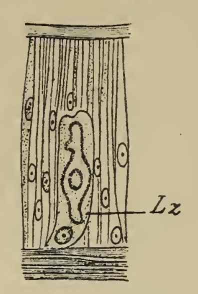


Fig. 122. Lichtzelle *(Lz)* im Hautepithel von *Lumbricus rubellus* (nach Hesse).

Auch die von Hesse beim Regenwurm beschriebenen pigmentlosen „Lichtzellen" (Fig. 122), die einzeln in der Haut oder gruppenweise unter der Haut liegen und ein vakuolenartiges Gebilde (Phaosom) enthalten, können hier angeschlossen werden.

6. *Zusammengesetztes Auge (Fächerauge, Complexauge).* Für diesen Augentypus ist charakterstisch, daß er durch Aggregation zahlreicher kleiner Augen (Ommatidien, Ommen) entstanden ist, die zusammengedrängt in einer konvexen Oberfläche angeordnet erscheinen (Fig. 123). Im Bau des Ommas besteht jedoch Verschiedenheit.

Hierher gehört zunächst das zusammengesetzte Auge der *Crustaceen* und *Insekten*. Jedes Ommatidium (Fig. 124, 125) entspricht hier einem verschmälerten Blasenauge und besteht aus einer Gruppe von (7—8) Sehzellen, der *Retinula*, welche im Zentrum ein Stäbchen *(Rhabdom)* bilden, bestehend aus so viel Teilen (Rhabdomeren oder Stiftchensäumen), als sich Zellen in der Retinula finden. Die Retina des Complexauges der Crustaceen und Insekten setzt sich somit aus zahlreichen Retinulae zusammen. Vor jeder Retinula liegt ein Kristallkegel, das Ausscheidungsprodukt besonderer Zellen, und über je einem Kristallkegel ist die Chitincuticula der Haut (Cornea) mit seltenen Ausnahmen *(Phyllopoden)* (Fig. 123) zu einer Linse verdickt. Die aneinanderstoßenden linsenförmigen Verdickungen der Cuticula geben dieser in der Oberflächenansicht ein facettiertes Aussehen, so daß solche Augen auch als *Facettenaugen* bezeichnet werden. Jedes Ommatidium wird von bestimmt angeordneten Pigmentzellen umgeben.

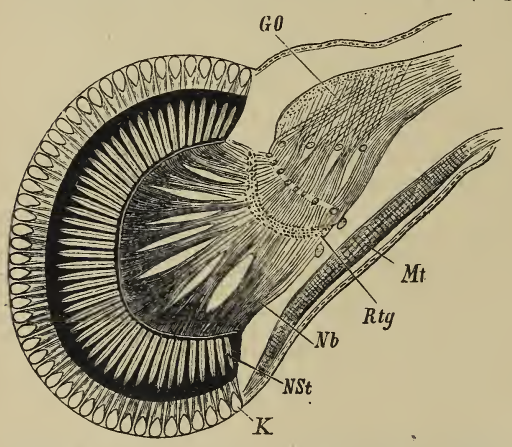


Fig. 123. Complexauge von *Branchipus* im Längsschnitt (nach Claus).

GO Ganglion opticum, *Rtg* Retinaganglion, *Nb* Nervenbündel, *NSt* Retinulae, *K* Kristallkegel, *Mt* Muskel des Augenstieles.

Auch im Complexauge findet sich oft ein Tapetum, das entweder

aus besonderen, am tieferen Ende der Sehstäbe gelegenen Tapetumzellen mit körnigem, im auffallenden Lichte silberglänzendem Inhalte *(Crustaceen)* oder aus zahlreichen Tracheen *(Insekten)* gebildet wird.

Zusammengesetzte Augen (Fächeraugen) sind ferner die Augen am Mantelrande von *Arca* und *Pectunculus;* sie bilden hier knopfförmige Vorsprünge. Jedes Ommatidium besteht in diesem Falle aus einer Sehzelle, die an ihrer Oberfläche eine lichtbrechende cuticulare Kappe trägt und von Pigmentzellen umscheidet wird. Ähnlichen Bau besitzen die an den Tentakeln auftretenden Augen der Annelidengattung *Branchiomma.*

Auch die Augen der Seesterne sind Fächeraugen. Das Ommatidium wird hier von einem sehr vertieften, mit einer Cuticula bedeckten Napfauge gebildet.

Zuweilen sind die Augen in zwei, ihrem speziellen Bau und Funktion nach verschiedene Hälften geteilt. Solche Fälle sind von Facettenaugen *(Ephemeriden,* ferner zahlreiche *Dipteren, Gyrinus, Phronimiden, Polyphemiden, Euphausiiden, Sergestes* u. a.) und beim Vertebratenauge *(Anableps tetrophthalmus)* bekannt. Hier reihen sich die Zusammensetzung der Retina aus zwei verschieden gebauten Abschnitten bei den hinteren Mittelaugen von *Araneus (Epeira),* die Teilung der Retina in Haupt- und Nebenretina im teleskopartig gestalteten Auge mancher Tiefseefische *(Argyropelecus, Gigantura)* sowie das Vorhandensein von Nebensehzeilen im Auge der pelagischen *Heteropoden* an. Ferner fügt sich hier die Teilung der Retinazellen in zwei übereinander gelagerte Schichten an, wie im Stirnocell von *Agrion* oder im Mantelauge von *Pecten.* Bei *Pecten* findet sich diese zweite Schichte, welche durch Sonderung aus der Augenblase entsteht, vor der invertierten Retina als Lage von Sehzellen, deren freie, einen Bürstenbesatz tragende Enden der Linse zugekehrt sind und zu denen der distale Sehnerv zieht (Fig. 115 R′).

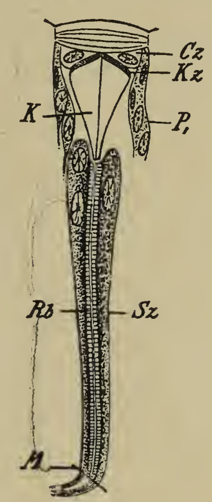


Fig. 124. Ommatidium aus dem Complexauge von *Machilis*, im Längsschnitt (nach Hesse). *Cz* Zellen, welche die Linse abscheiden, *Kz* Kerne der Kristallkegelzellen (sog. Sempersche Kerne), *K* Kristallkegel, *P,* Pigmentzellen, *Sz* Sehzellen, *Rb* Rhabdom, *M* Basalmembran, durch welche die Nerven der Sehzellen durchtreten.



Fig. 125. Drei Ommatidien aus dem zusammengesetzten Auge des Maikäfers (nach Grenacher), zwei derselben nach Auflösung des Pigments. *F* Corneafacette, *K* Kristallkegel, *P* Pigmentscheide, *P′* Hauptpigmentzellen, *P″* Pigmentzellen zweiter Ordnung, *R* Retinulae.

Das nach dem Prinzipe der Camera obscura gebaute Auge, insbesondere das Vertebratenauge ist das beste. Hier entsteht auf der Retina ein umgekehrtes verkleinertes Bild der Gegenstände. Für das scharfe Sehen ist es jedoch notwendig, daß das Bild auf die Fovea centralis der Retina falle. Von dieser Stelle peripheriewärts wird das Unterscheidungsvermögen der Retina schwächer (sog. indirektes Sehen) und von den peripheren Stellen werden nur mehr Bewegungen wahrgenommen.

Für das Sehen in verschiedenen Entfernungen finden im Auge Veränderungen statt, die *Accommodation.* Im Wirbeltierauge erfolgt dieselbe in der Regel durch Wölbungsänderung der Linse, welche durch Entspannung der Zonula ciliaris bei Kontraktion des im Ciliarkörper eingelagerten Musculus ciliaris (Fig. 117) bewirkt wird, bei Amphibien und Schlangen durch Entfernung der Linse von der Netzhaut, bei letzteren infolge Kontraktion eines zirkulären, in der Iriswurzel eingelagerten Muskels. Bei den Fischen, welche keinen Ciliarkörper haben, wird die Accomodation durch die sog. *Campanula Halleri* (Musculus retractor lentis) bewirkt, bei deren Kontraktion die Linse der Netzhaut genähert wird.

Unter den Wirbellosen wurde im Auge der Cephalopoden am Ursprunge des Corpus ciliare ein Binnenmuskel beobachtet (Langerscher Muskel), welcher der Accommodation dient.

Bei Tieren ohne Accommodationsvorrichtungen im Auge entsteht ein Bild nur in bestimmter Entfernung; im übrigen beschränkt sich die Funktion eines solchen Auges auf das Erkennen von Bewegungen gleichwie im menschlichen Auge beim indirekten Sehen.

Im zusammengesetzten Auge (Fächerauge) wird auf der Retina ein aufrechtstehendes, aber undeutliches Bild entworfen, das sich aus zahlreichen einzelnen Bildchen in den Ommatidien zusammensetzt (musivisches Sehen Joh. Müller). Diese Augen, denen Accomodationseinrichtungen fehlen, sind besonders zum Sehen von Bewegungen geeignet.

Einfachste Augen dienen wohl nur zur Wahrnehmung von Hell und Dunkel, bei größerer Anhäufung zum Sehen von Bewegungen.

Ob bei niederen, vor allem im Wasser lebenden Tieren auch Farbenempfindung vorkommt, ist zweifelhaft. Dagegen werden die Augen vieler Tiere durch das unserem Auge unsichtbare Ultraviolett affiziert.

In vielen Fällen (*Vertebraten, Cladoceren,* vordere Mittelaugen der Spinnen) ist das Auge nach verschiedenen Richtungen durch besondere Muskeln selbständig beweglich. Bei zahlreichen Krebsen *(Decapoden, Schizopoden)* erscheint der ganze Seitenteil des Kopfes mit dem Auge stielförmig (Stielauge) und beweglich abgesetzt (Fig. 123).

Organe der Nahrungsaufnahme und Verdauung.

Die Verdauung ist die Verflüssigung der Nahrung behufs Resorption. Es treten bei derselben hydrolytische Spaltungsprozesse auf, die sich unter

der Einwirkung besonderer, vom verdauenden Protoplasma, bezw. von den Zellen des Darmes und dessen Anhangsdrüsen gelieferter Fermente oder Enzyme vollziehen.

Unter den Protozoen werden bei den *Rhizopoden* (Fig. 25) die Nahrungskörper an jeder Stelle des Körpers durch Pseudopodien aufgenommen, im Inneren des zuweilen schon als Endoplasma differenzierten (Fig. 26) Protoplasmas in Nahrungsvakuolen eingeschlossen verdaut und die unverdaulichen Reste an beliebiger Stelle des Körpers ausgestoßen. Bei den *Ciliaten* (Fig. 27) dagegen weist der Plasmakörper stets ein besonderes verdauendes Endoplasma auf, zu welchem durch das Ectoplasma eine eigene Mundöffnung *(Cytostom)* hinführt. Durch sie gelangen die Nahrungsstoffe in das Endoplasma, um hier, in Nahrungsvakuolen eingeschlossen, in langsamen Rotationen (sog. *Cyclose*) umherbewegt, verdaut und endlich in ihren unbrauchbaren Resten durch eine besondere Afteröffnung *(Cytopyge)* ausgestoßen zu werden. Als Organe der Nahrungsaufnahme dienen adorale Cilien (Membranellen).

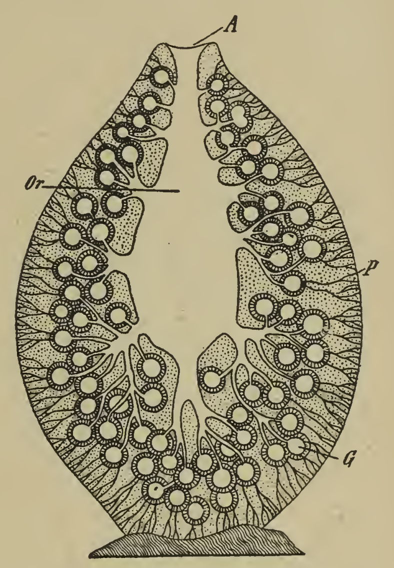


Fig. 126. Schematische Darstellung des Darmsystems eines Kalkschwammes vom *Leucon*typus (nach Haeckel).

P Einströmungsporen, *G* Geißelkammern, *Or* Oscularraum, *A* Osculum (Auswurfsöffnung).

Bei den *Metazoen* ist der Darm das Organ der Verdauung und Resorption. Doch sehen wir die Fähigkeit einer der Darmverdauung zu vergleichenden enzymatischen Spaltung allen Geweben, wenn auch in vermindertem Maße, zukommen (Gewebsverdauung).

Die Verdauung vollzieht sich im ursprünglichsten Falle nach Aufnahme der Nahrungsteilchen durch Pseudopodien in die Epithelzellen des Darmes *(intracellulare Verdauung)*, wie bei *Spongien, Cnidarien, Platyhelminthen*, bei den übrigen Metazoen dagegen außerhalb der Epithelzellen im Lumen des Darmrohres, in das die Fermente von den Darmzellen abgesondert werden *(extracellulare* oder *sekretive Verdauung)*. Im letzteren Falle erfolgt die Resorption unter aktiven Kontraktionen der Darmzellen; bei Wirbeltieren wurde auch die Bildung feiner Pseudopodien beobachtet. Der mit den Verdauungssekreten versetzte Speisebrei im Darme wird als *Chymus*, der resorbierte, vom Darme abströmende Nahrungssaft als *Chylus* bezeichnet.

Der vom Entoderm gebildete Darmkanal *(Archenteron)* erscheint bei den *Spongien* als einfacher, meist aber vielfach in Geißelkammern ausgebuchteter Sack (Fig. 126). Die Einfuhr der Nahrung erfolgt durch zahl-

reiche Porenkanäle der Leibeswand, die Ausfuhr der Reste durch das apikale, am freien Ende gelegene, als After fungierende Osculum. Die Nahrungskörper werden in festem Zustande in die Darmzellen aufgenommen und intracellular verdaut, in festem Zustande auch an andere Gewebszellen übertragen, welche gleichfalls die Fähigkeit intracellularer Verdauung besitzen. Die Tätigkeit der Verdauung wird somit bei den Spongien noch von allen Zellen des Körpers in gleicher Weise besorgt.

Unter den Cnidarien ist bei *Hydroidpolypen* (Fig. 31) der Darm ein einfacher, blindgeschlossener Sack, der durch die am freien Körperende gelegene Mundöffnung (Urmund) die Nahrung erhält und die Reste ausstößt. Bei den *Anthozoenpolypen* und den *Ctenophoren* (Fig. 32) tritt ein ecto-

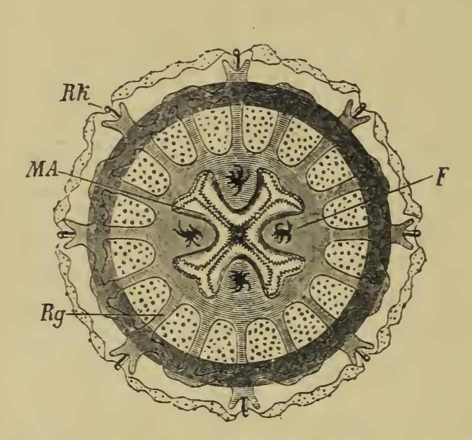


Fig. 127. *Pilema- (Rhizostoma-)* Larve (nach Claus), von der Mundfläche gesehen. $^{12}/_1$
MA Mundarme im Umkreis der Mundöffnung, *F* Gastralfilamente im Magen, *Rg* Radiärgefäße, am Rande durch einen Ringkanal verbunden, *Rk* Sinneskolben.



Fig. 128. Darmkanal *(D)* von *Fasciola (Distomum) hepatica* (nach R. Leuckart).
O Mundöffnung.

dermales Schlundrohr *(Stomodaeum)* hinzu, außerdem wird bei ersteren der Darmraum durch vorspringende Scheidewände untergeteilt. Der Darm aller Coelenteraten verbreitet sich im ganzen Körper, seine Ausläufer durchsetzen bei den Cnidarien auch die Tentakeln; bei den Quallen erscheint er in der ganzen Scheibe verästelt und die Darmäste dem radiären Bau des Tieres entsprechend radiär angeordnet (Fig. 127). Durch die allseitige Verbreitung des Darmes wird die Nahrung den einzelnen Teilen des Körpers zugeführt und es findet Verdauung und Resorption an jedem Darmteile je nach dem Nahrungsbedürfnisse der betreffenden Körperstelle statt (Hertwig). Die Verdauung ist intracellulär, doch wird die Nahrung in gelöstem Zustande an die übrigen Gewebe abgegeben.

Die allgemeine Ausbreitung des Darmes im Körper bei allen *Coelenteraten* hängt mit dem Mangel einer Leibeshöhle, bezw. eines Gefäßsystems zusammen, welches durch die gefäßartige Verteilung des Darmes

funktionell ersetzt wird (daher der Darm der Coelenteraten auch als *Gastrovasculararapparat* bezeichnet wird).

Unter den *Coelomaten* findet sich in analoger Ausbildung wie bei Coelenteraten ein vielfach verästelter afterloser Darm bei den dendrocoelen Turbellarien sowie einigen Trematoden (Fig. 128), bei denen zwar eine Leibeshöhle vorhanden, jedoch auf enge Lücken beschränkt ist. Der Darm mündet durch ein Schlundrohr (Stomodaeum) nach außen, welches auch die Nahrungsreste ausstößt. Die Verdauung ist intracellulär, die verdaute Nahrung wird in die primäre Leibeshöhle überführt.

Eine weitere Stufe des Darmes zeigen die mit einer geräumigeren primären Leibeshöhle ausgestatteten *Nematoden* (Fig. 129). Hier tritt ein neuer, durch ectodermale Einsenkung am hinteren Körperende entstandener Darmabschnitt *(Proctodaeum)* mit dem After hinzu. Der entodermale Mittelteil des Darmes *(Archenteron)* wird jetzt als *Mesenteron* bezeichnet.

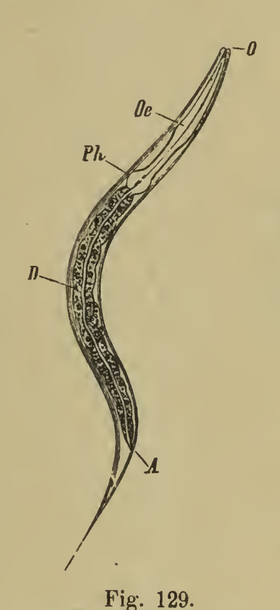


Fig. 129. Darmkanal eines jungen *Nematoden*.
O Mund, *Oe* Stomodaeum (Oesophagus mit Pharyngealanschwellung *Ph*), *D* Mitteldarm, *A* After.

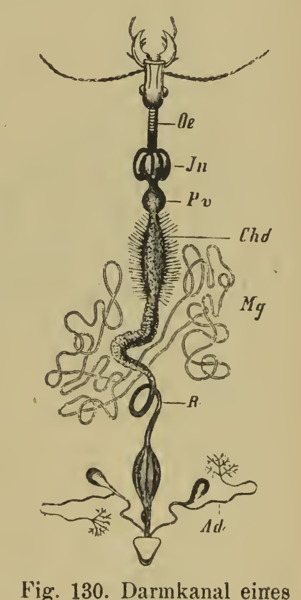


Fig. 130. Darmkanal eines Laufkäfers *(Carabus)* (nach Léon Dufour).
Oe Oesophagus, *Jn* Kropf, *Pv* Vormagen, *Chd* Chylusdarm, *Mg* Malpighische Gefäße, *R* Colon, *Ad* Analdrüsen mit Blase.

Das ectodermale Stomodaeum und Proctodaeum sowie das entodermale Mesenteron beteiligen sich in verschiedenem Umfange an dem Aufbau des Darmes. So wird z. B. bei Arthropoden ein sehr großer Teil des Darmes vom Procto- und Stomodaeum geliefert, während bei Vertebraten fast alle Abschnitte des Darmes dem Mesenteron angehören und die Beteiligung der ectodermalen Darmteile eine beschränkte ist.

Der Darmkanal der Coelomaten zeigt, möge er größtenteils ectodermalen oder archenterischen Ursprungs sein, mannigfache Stufen von Differenzierungen durch besondere Ausbildung verschiedener Darmstrecken und die Entwicklung von Anhangsdrüsen.

Als Beispiel eines reichdifferenzierten Darmes, an welchem das ectodermale Stomodaeum und Proctodaeum mit Ausnahme des verdauenden Mitteldarmes alle übrigen Darmteile liefern, betrachten wir einen Insektendarm (Fig. 130). Der Eingangsabschnitt wird als Mundhöhle bezeichnet, in welche die Speicheldrüsen *(Glandulae salivales)* einmünden. Dann folgt

ein rohrförmiger enger Abschnitt, die Speiseröhre *(Oesophagus)*, zur Einfuhr der Nahrung in die folgende Darmstrecke. Eine Erweiterung am Oesophagus zur Aufspeicherung der Nahrung wird Kropf *(Ingluvies)* genannt, hinter welchem eine kugelige Auftreibung mit Chitinborsten und -Zähnen im Inneren und kräftiger Muskulatur, der Kau- oder Vormagen *(Proventriculus)*, folgen kann. An dem sich anschließenden Mitteldarm *(Chylusdarm)*, dem eigentlichen verdauenden und resorbierenden Abschnitte, ist ein vorderer, breiterer, mit zahlreichen schlauchförmigen Drüsen ausgestatteter und ein engerer hinterer Teil zu unterscheiden. Bei *Orthopteren* sind noch besondere größere Drüsenschläuche am Anfange des verdauenden Mitteldarmes zu finden, welche gewöhnlich als Leber benannt werden. Doch sind alle sog. „Leber"-Anhänge am Darme von Wirbellosen *(Crustaceen, Mollusken, Insekten)* im Vergleiche zu den Darmdrüsen der Wirbeltiere mit Rücksicht auf die von denselben gelieferten Enzyme als *Hepatopancreas* zu bezeichnen. Auch der als Enddarm unterschiedene letzte Abschnitt läßt mehrere Unterabteilungen erkennen, den Dickdarm *(Colon)* und Mastdarm *(Rectum)*, in denen sich die Nahrungsreste *(Faeces)* ansammeln und durch die kräftige Muskulatur des letzten Abschnittes ausgestoßen werden. Als Anhänge des Enddarmes sind noch die exkretorischen Malpighischen Gefäße anzuführen.

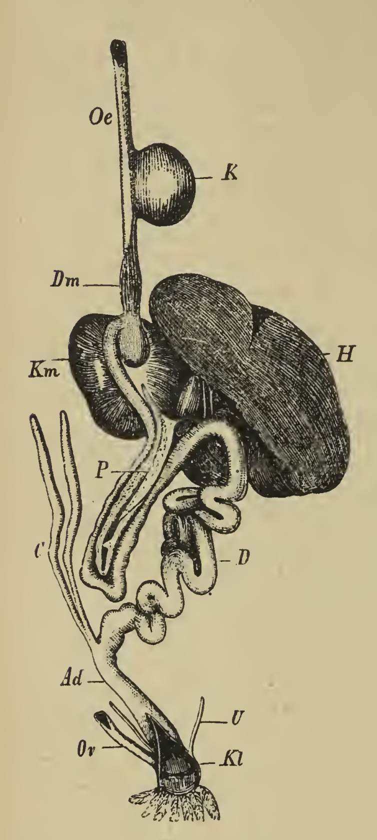


Fig. 131. Darmkanal eines Vogels (aus Bergmann u. Leuckart). *Oe* Speiseröhre, *K* Kropf, *Dm* Drüsenmagen, *Km* Muskelmagen, *D* Mitteldarm, *P* Pankreas, in der Duodenalschlinge gelegen, *H* Leber, *C* die beiden Blinddärme, *Ad* Dickdarm, *U* Ureteren, *Kl* Kloake, *Ov* Oviduct.

Als zweites Beispiel eines hochdifferenzierten Darmes mag der Vogeldarm (Fig. 131) dienen, welcher bis auf die vom Ektoderm aus entstandene Mundhöhle und den letzten Abschnitt vor dem After aus dem Mesenteron hervorgeht.

Auf die Mundhöhle, in welche Speicheldrüsen einmünden, folgt ein kurzer, bereits dem Mesenteron angehörender Darmteil, der Rachen *(Pharynx)*. Er führt in ein langes Einfuhrrohr, den Oesophagus, welcher einen Kropf trägt. An den Oesophagus schließt sich der Magen, der zwei Abschnitte, einen *Drüsenmagen* und einen hinteren, durch kräftige Muskulatur und harte Innenbekleidung ausgezeichneten *Muskelmagen* unterscheiden läßt. Es folgt ein langer, gewundener Dünndarm, dessen Innenfläche sehr häufig durch Zöttchenbildung vergrößert ist. In den ersten Teil des

Dünndarmes, den Zwölffingerdarm *(Duodenum)*, münden zwei mächtige Anhangsdrüsen ein, die wichtigste Verdauungsdrüse, die Bauchspeicheldrüse *(Pancreas)*, und die Leber *(Hepar)*; am Ausführungsgange der letzteren findet sich eine blasenartige Erweiterung, die *Gallenblase*. Das Produkt der Wirbeltierleber, die *Galle*, übt eine emulgierende Wirkung auf die Fette aus. Die Mitwirkung der Galle als sog. Co-Enzym ist für die durch die Lipase des Pankreas bewirkte Fettspaltung notwendig, indem die Galle die durch die Fettspaltung gebildeten Seifen löst; sie befördert dadurch die Fettresorption. Die Bedeutung der Leber beruht aber in erster Linie auf der Veränderung des durch sie hindurchfließenden Blutes und der Bildung von Blutzucker (Glykogen). Der letzte Teil des Darmes, der Dickdarm, ist voluminöser und sein Beginn durch zwei Blinddärme *(Coeca)* bezeichnet. Er mündet durch den After in die *Kloake*, einen gemeinsamen Endabschnitt, welcher auch die Mündungen der Harn- und Geschlechtsorgane aufnimmt.

Vom Pharynxteil des Wirbeltierdarmes bilden sich respiratorische Organe aus, die Kiemen bei den im Wasser lebenden, die Lungen bei den am Lande lebenden Formen.

Die Nahrungsaufnahme in den Darm erfolgt entweder durch *Wimpereinrichtungen* im Umkreise der Mundöffnung (Mundsegel der Muscheltiere, Tentakeln der Bryozoen, Wimperapparat der Rotiferen, Tunicaten, Spongien) oder durch *Saugbewegung* des Darmes (Trematoden, Nematoden, Hirudineen, viele Insekten). Es können aber besondere *Anhänge* die Einführung der Nahrungskörper besorgen, wie die Tentakeln der Polypen, die aus Extremitäten hervorgegangenen Mundteile der Arthropoden. Endlich erfüllen Differenzierungen der Mundränder, der Mundhöhle oder des Vorderdarmes zuweilen diese Aufgabe, so die mit Zähnen bewaffneten Kiefer der Wirbeltiere, die Zunge der Vertebraten, die Radula der Schnecken, der Rüssel der Anneliden.

Der Darminhalt wird durch Wimpern oder durch Kontraktionen der Darmmuskulatur *(peristaltische Bewegung)* weiter bewegt.

Bei einer Anzahl parasitärer Tiere fehlt der Darm, er ist hier rückgebildet. Solche Tiere nehmen die Nahrung entweder durch die ganze Hautoberfläche (Bandwürmer, *Echinorhynchen, Allantonema mirabile* unter den Nematoden) oder durch besondere wurzelartige Ausläufer der Haut auf, wie die Wurzelkrebse *(Rhizocephala)*. Diese Tiere besitzen nur Gewebsverdauung.

Atmungsorgane. Wärmebildung.

Unter Atmung versteht man die Oxydationsprozesse, welche in der Bindung von Sauerstoff und Entwicklung von Kohlensäure bestehen. Der Atmungsprozeß ist oxydative Spaltung. Dieser Prozeß vollzieht sich in allen Gewebsteilen des Körpers und wird auch als *innere* Atmung (Gewebsatmung) bezeichnet. Ihr gegenüber unterscheidet man als *äußere* Atmung

die Aufnahme des Sauerstoffes aus dem umgebenden Medium sowie die Abgabe der Kohlensäure an dasselbe. Die besonderen Organe, welche diesen Austausch der Gase besorgen, werden Atmungsorgane genannt.

Es gibt Tiere (so die Darmparasiten, *Cestoden*, viele *Trematoden* und *Nematoden)*, die in vollkommen sauerstofflosem Medium leben; ihnen dient der aus Reservesubstanzen (Glykogen) ihres Körpers freigemachte Sauerstoff zur Atmung *(intramolekuläre Atmung)*.

Im einfachsten Fall fehlen besondere Atmungsorgane und es dienen alle Körperflächen der Atmung; so bei den Coelenteraten, bei denen die äußere Atmung sowohl vom Ectoderm als Entoderm vollzogen wird. In anderen Fällen ist es die Haut als der vom Atemmedium umgebene Körperteil, welche in ihrer ganzen Ausdehnung oder auf größeren Strecken der Atmung dient. Es trifft dies für Tiere von geringer Körpergröße und langsamem Stoffwechsel zu (Turbellarien, niedere Krebse u. a.).

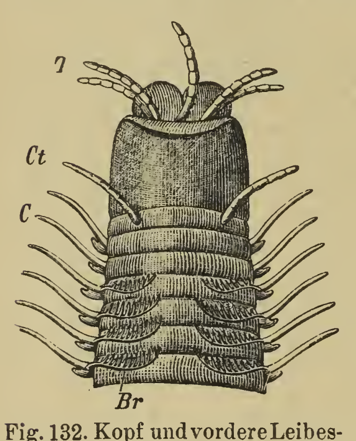


Fig. 132. Kopf und vordere Leibessegmente eines Anneliden *(Eunice)*, Rückenansicht. $^{5}/_{1}$

T Tentakeln oder Fühler des Stirnlappens, *Ct* Fühlercirren, *C* Cirri an den Parapodien, *Br* Kiemenanhänge der Stummelfüße (Parapodien).

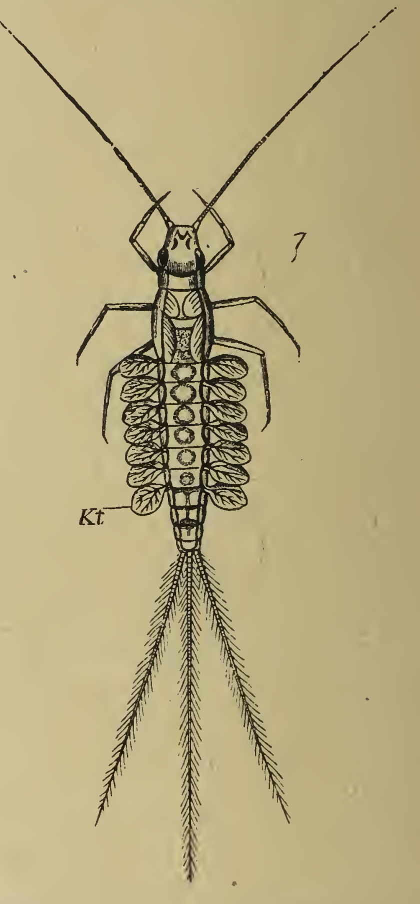


Fig. 133. Larve einer Eintagsfliege *(Cloëon dipterum)* mit Tracheenkiemen *(Kt)*. $^{7}/_{1}$

Mit der Ausbildung einer größeren Komplikation der Körperschichten und weiterer Arbeitsteilung sehen wir die äußere Atmung lokalisiert und besondere Atmungsorgane an diesen Stellen entwickelt. Solche sind entweder Oberflächenvergrößerungen (in der Regel der Haut) nach außen, *Kiemen*, wie bei der Wasseratmung (Atmung der im Wasser gelösten

Luft), oder Oberflächenvergrößerungen nach innen, wie *Lungen* und *Tracheen,* welche bei der Luftatmung (Landtiere) auftreten. Die Entwicklung der Atmungsorgane nach innen im letzteren Falle ergibt sich aus der Notwendigkeit, die Atmungsorgane vor zu großer Verdunstung zu schützen. Wenn es nichtsdestoweniger Wassertiere gibt, die bei zeitweiligem Aufenthalte am Lande luftatmend werden und dennoch durch Kiemen atmen (Landkrabben, Labyrinthfische), so finden sich in solchem Falle stets Vorrichtungen, welche die Kiemen durch Benetzung feucht erhalten (Landkrabben), oder accessorische Atmungsorgane (Labyrinthfische).

Die *Kiemen* als Oberflächenvergrößerungen nach außen ragen in das Atemmedium, das Wasser, hinein. Sie finden sich als kammförmige oder dendritisch verästelte Anhänge an den Stummelfüßen der Anneliden (Fig. 132), als schlauchförmige oder komplizierter gefaltete Organe an den Gliedmaßen der Crustaceen (Fig. 146). Kiemen treten ferner als fiederige oder blattförmige Gebilde bei Mollusken auf, endlich bei im Wasser lebenden Wirbeltieren (Fischen, perennibranchiaten Amphibien), bei denen sie sich an den zwischen Haut und Darm (Pharynx) auftretenden Kiemenspalten als lanzettförmige Blättchen oder baumförmig verzweigte Gebilde entwickeln.

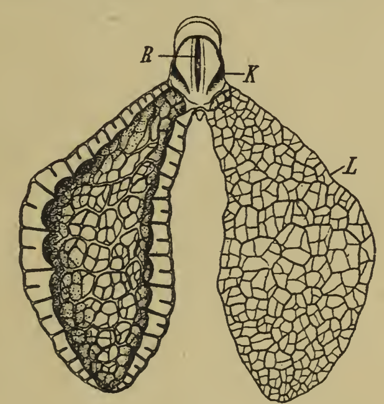


Fig. 134. Atmungsorgan vom Wasserfrosch *(Rana esculenta),* Ventralansicht (Original).
Rechte Lunge von innen gesehen. *L* Lunge, *K* Kehlkopf, *R* Stimmritze.

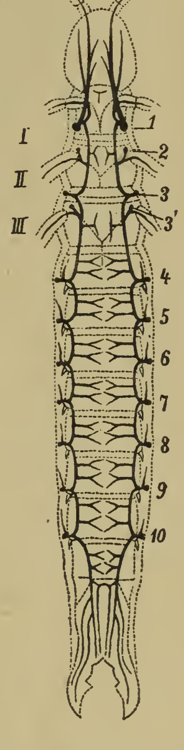


Fig. 135. Tracheensystem von *Japyx* (nach Grassi).
I, II, III die Thoracalsegmente, *1, 2—10* die Stigmen.

Auch bei im Wasser lebenden Insektenlarven sind Kiemen ausgebildet, welche, da Tracheen in deren Inneres eintreten, als *Tracheenkiemen* bezeichnet werden. Schlauch- oder blattförmige Tracheenkiemen sind am Hinterleibsende von *Agrion-* und *Dipteren*larven, am ganzen Abdomen von *Phryganiden*larven sowie als schwingende Blättchen zu Seiten des Abdomens bei *Ephemeriden*larven (Fig. 133) beobachtet. Sie können auch in dem geräumigen Mastdarm auftreten (Libellenlarven).

Ein eigenartiges Atmungsorgan sind die *Wasserlungen* der *Holothurien,* welche sich als inverse Kiemen bezeichnen und den Tracheenkiemen des Enddarmes anreihen lassen. Es sind vielfach verästelte Schläuche, die

in den Enddarm münden und mit Wasser gefüllt werden; sie lassen sich jenen Fällen bei Lungenschnecken wie *Limnaea* an die Seite stellen, bei denen im jugendlichen Zustande oder unter besonderen Lebensbedingungen, wie Aufenthalt in der Tiefe des Wassers, auch dauernd die Lunge mit Wasser gefüllt wird und sich wie eine Kieme verhält.

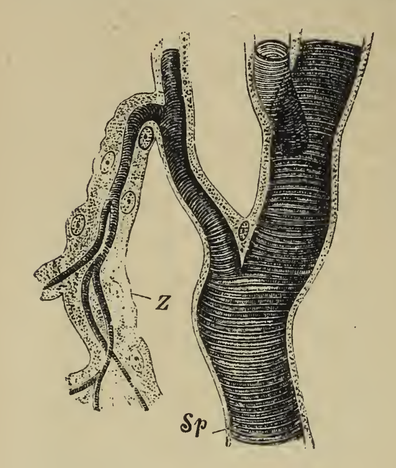


Fig. 136. Tracheenästchen (nach Leydig).
Sp cuticulare Intima mit Spiralfaden, *Z* das Epithel.

Als *Lungen* bezeichnet man sackförmige innere Atmungsorgane, die der Luftatmung dienen. So wird die respiratorische Mantelhöhle der Lungenschnecken als Lunge bezeichnet. Bei den Wirbeltieren (Fig. 134) erscheinen die Lungen als ventrale Anhänge des Darmes und haben die Gestalt von paarigen Säcken, deren Wand sich mit der Höhe der Organisationsstufe durch fortgesetzte Faltenbildung kompliziert.

Die *Tracheen,* wie sie bei *Insekten* auftreten, sind im Körper verzweigte Röhren, die von der Haut aus durch segmentale Einstülpungen hervorgegangen, mittels der Einstülpungsöffnungen *(Stigmen)* nach außen münden (Fig. 135). Am Tracheensystem lassen sich in der Regel zwei (durch sekundäre Vereinigung entstandene) längsverlaufende Hauptstämme unterscheiden, die wieder durch Querstämme miteinander in Kommunikation treten können; an der Einmündungsstelle der Stigmenäste in die Hauptstämme gehen Büschel von Tracheen an die Haut und die Eingeweide ab. Die Tracheen bauen sich (Fig. 136) wie die Körperhaut aus einem Epithel und einer cuticularen Intima auf, welche, durch eine spirale Verdickung (Spiralfaden) versteift, das Tracheenlumen offen erhält. Die Enden der mit Spiralfaden versehenen Tracheenäste gehen in feine *Tracheenkapillaren* (ohne Spiralfaden) über (Fig. 137), welche sich als intracellulare Kanäle innerhalb von *Tracheenendzellen* entwickeln und zu einem kapillaren *Tracheenendnetz* verbinden. Die Kapillaren und das Endnetz verteilen sich in allen Geweben und erscheinen als der eigentliche respiratorische Teil des Tracheensystems, während zum mindesten die größeren Spiraltracheen bloß als Leitungswege der Luft dienen. Am Tracheensystem können auch blasenförmige Erweiterungen *(Tracheen-*



Fig. 137. Tracheenendzelle *(Te)* (nach Holmgren, verändert).
Tr feines Tracheenästchen, *J* Intima desselben.

blasen) vorkommen. Bei *Peripatus* und den *Myriapoden* sind sog. *Büscheltracheen* vorhanden, d. h. die Stigmen führen je durch einen kurzen Stamm in ein getrenntes Büschel feiner Tracheenästchen. Das Tracheensystem nimmt den übrigen Atmungsorganen gegenüber darin eine Sonderstellung ein, daß es nicht lokalisiert bleibt, sondern sich im ganzen Körper verästelt. Die durch Tracheen atmenden Tiere verhalten sich zufolge der eigenartigen Ausbildung ihrer Atmungsorgane wie einfache Metazoen (Cnidarien), welche keine besonderen Atmungsorgane besitzen, sondern deren Gewebe den Sauerstoff sämtlich direkt dem umgebenden Medium entnehmen.

Als *Fächertracheen* (auch Lungen) werden die eigentümlichen Atmungsorgane der *Arachnoideen* bezeichnet (Fig. 138), welche in ein bis vier Paaren segmental am Abdomen auftreten. Es handelt sich um durch Einstülpung von der Haut aus entstandene Säcke, die sich durch Stigmen nach außen öffnen und in deren Innenraum mehr minder zahlreiche, wie die Blätter eines Buches nebeneinander gelagerte Lamellen hineinragen.

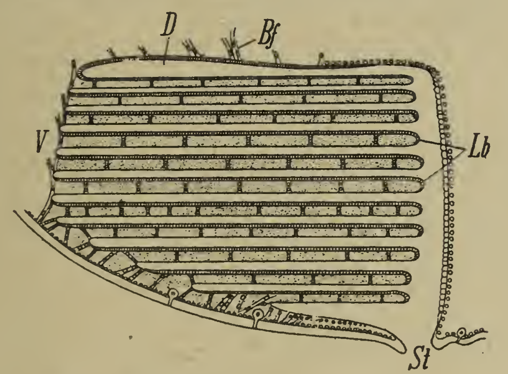


Fig. 138. Schematischer Längsschnitt durch die Fächertrachee (Lunge) einer Spinne (nach Mac Leod).

Lb Lungenblätter, *D* dorsale Luftkammer, *St* Stigmenspalte, *Bf* Bindegewebsfasern, *V* Vorderseite.

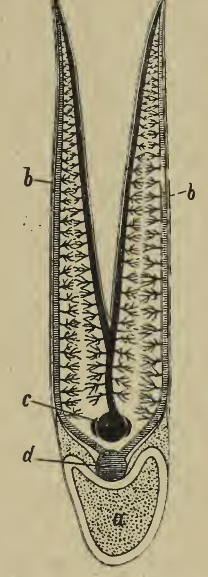


Fig. 139. Querschnitt durch die Kieme eines Knochenfisches (nach Cuvier).

b Kiemenblättchen mit den Capillaren, *c* zuführendes Gefäß mit venösem, *d* abführendes Gefäß mit arteriellem Blute, *a* knöcherner Kiemenbogen.

Die Fächertracheen werden (aus dem Vergleiche mit *Limulus)* ihrer Entstehung nach als in die Tiefe versenkte Kiemen aufgefaßt. Aus den Säcken können sich auch Tracheen entwickeln. Die Tracheen, die bei einigen Spinnen, den *Pseudoskorpionen, Opilioniden* u. a. auftreten, ähneln den Tracheen der Insekten, Chilopoden und Myriapoden, sind jedoch als gesondert in der Arachnoideengruppe entstandene Bildungen anzusehen.

Die Atmung erfordert einerseits einen Wechsel des respiratorischen Atemmediums, andererseits bei Ausbildung lokalisierter Atmungsorgane die Verbindung mit dem Kreislaufsapparat (vgl. Fig. 139) behufs Verteilung des Sauerstoffes im Körper.

Der Wechsel des Atemmediums wird bei Wassertieren vielfach durch Wimpereinrichtung besorgt, so bei *Polypen, Bryozoen, Tunicaten,* Kiemen der *Mollusken.* In anderen Fällen sind es die Bewegungen des Körpers, bezw. seiner Anhänge (Extremitäten), durch die das Atemwasser gewechselt wird *(Anneliden, Crustaceen).* Wenn die Kiemen in besonderen Räumen eingeschlossen liegen (*Decapoden,* Fische) oder wenn die Atmungsorgane, wie bei den luftatmenden Tieren, im Inneren des Leibes liegen (Tracheen, Lungen), werden besondere Bewegungen behufs Wechsels des Atemmediums vollführt *(Atembewegungen).* Bei den Decapoden fungiert ein schwingender Anhang der 2. Maxille zum Wechsel des Atemwassers, bei den Fischen haben die Bewegungen des Mund- und Kiemenapparates diese Bedeutung. In den Tracheen der Insekten wird die Luft durch die Bewegungen eigener Atemmuskeln des Abdomens, in der Lunge der Wirbeltiere durch Bewegungen des Thorax oder des Zungenbeines gewechselt. Bei den Säugetieren tritt die Kontraktion des Zwerchfelles *(Diaphragma)* hinzu, welches als Atemmuskel, und zwar als Inspirationsmuskel fungiert.

Die Verteilung des Sauerstoffes im Körper, bezw. die Abtransportierung der Kohlensäure besorgt das Blut. Das Blut enthält in der Regel einen besonderen, leicht oxydierbaren Eiweißkörper, der den chemisch locker gebundenen Sauerstoff wieder leicht an andere oxydierbare Stoffe abgibt; es ist das rotgefärbte Haemoglobin, bei einigen Tieren *(Decapoden, Arachnoideen, Cephalopoden, Gastropoden)* das bläuliche Haemocyanin, welches entweder in der Blutflüssigkeit gelöst oder, so das Haemoglobin, auch an besondere Zellen gebunden ist. Das Blut, welches geatmet hat, wird *arterielles* Blut, das von den Organen zurückkehrende kohlensäurereiche Blut *venöses* Blut genannt.

Die Atmung hängt mit der Arbeitsleistung und mit der Wärmebildung zusammen.

Alle Tiere bilden *Wärme.*[1]) Die Menge der gebildeten Wärme ist abhängig von der Lebhaftigkeit des Stoffwechsels und kann so groß sein, daß der Körper eine bestimmte Temperatur annimmt. Die Körpertemperatur ist aber überdies abhängig von der Menge der Wärmeverluste, die der Körper erleidet.

Man unterscheidet *poikilotherme* (wechselwarme) und *homoiotherme* (warmblütige) Tiere, letztere mit annähernd konstanter Körpertemperatur, erstere mit schwankender Temperatur des Körperinneren. Die poikilothermen Tiere bilden infolge schwächeren Stoffwechsels wenig Wärme und daher wechselt die Körpertemperatur mit jener des umgebenden Mediums. Infolge davon sind fast alle niederen Tiere poikilotherm oder Kaltblüter. Es gibt aber auch poikilotherme Tiere mit sehr regem Stoffwechsel und lebhafter

---

[1]) Vgl. C. Bergmann. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. Göttinger Studien, 1847; C. Bergmann und R. Leuckart, Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Stuttgart 1852.

Wärmebildung, bei denen jedoch trotzdem die Temperatur schwankt, da infolge der geringen Körpergröße die Wärmeverluste sehr groß sind. Es ergibt sich dies aus der Beziehung, welche zwischen Oberfläche und Masse des Körpers besteht; erstere nimmt im Quadrat, letztere im kubischen Verhältnisse zu, woraus bei einem kleinen Körper eine relativ große Oberfläche folgert. Poikilotherme Tiere mit reicher Wärmebildung sind die Insekten. Die Erfahrungen an den Bienen lehren, daß bei Schutz vor Wärmeverlusten, wie im Stock oder bei Anhäufung im Schwarm, die Temperatur sich auf 30—40° C. erhebt.

Bei den homoiothermen Tieren, zu welchen nur Vögel und Säugetiere gehören, wird viel Wärme gebildet und die Wärme auch durch die besondere Art der Körperbedeckung (Haar-, Federkleid) oder wie bei den wasserbewohnenden Säugern durch Fettlagen der Haut gut zusammengehalten. Bei den homoiothermen Tieren erhebt sich die Temperatur über die des umgebenden Mediums und beträgt 35—44° C. Da für homoiotherme Tiere eine hohe, nur innerhalb geringer Grenzen variierende Eigenwärme zugleich notwendige Bedingung des normalen Verlaufes der Lebensvorgänge, bezw. der Erhaltung des Lebens erscheint, so muß der Organismus in sich selbst eine Reihe von Regulatoren besitzen, um bei höherer Temperatur des umgebenden Mediums die Produktion von Eigenwärme zu vermindern (Herabsetzung des Stoffwechsels), bezw. durch vermehrte Wärmeausstrahlung (Verdunsten der Sekrete von Schweißdrüsen, Abkühlung im Wasser) den Wärmezustand herabzusetzen, und umgekehrt bei verminderter Temperatur die Wärmeproduktion zu erhöhen (Steigerung des Stoffwechsels durch reichere Nahrungsaufnahme, raschere Bewegung), eventuell zugleich durch Ausbildung eines besseren Wärmeschutzes den Wärmeverlust zu mindern. Wo die Bedingungen zur Wirksamkeit dieser Regulatoren fehlen (Mangel an Nahrung, geringe Körpergröße ohne Wärmeschutz), finden wir ein Korrektiv zur Erhaltung des Lebens in der Erscheinung des Winterschlafes (Sommerschlafes), und da, wo der Organismus keine zeitweilige Herabsetzung des Stoffwechsels verträgt, in den Erscheinungen der Wanderungen und des Zuges (Zugvögel, Strichvögel). Unter den Säugetieren gibt es eine Anzahl von Formen, so Murmeltier *(Marmota marmota)*, Siebenschläfer *(Myoxus glis)*, Haselschläfer *(Muscardinus avellanarius)*, Gartenschläfer *(Eliomys quercinus)*, Igel, Fledermäuse, die in gewissem Maße poikilotherm sind, bei denen die Temperatur des Körperinnern schwankt und eine Temperaturerniedrigung ohne Schaden des Tieres eintritt. Diese Tiere verfallen, wenn die Körpertemperatur auf 5° C. sich erniedrigt hat, in einen schlafartigen Zustand (Winterschlaf), in welchem sie bei verlangsamtem Stoffwechsel den Winter an geschützten Orten überdauern, um erst mit Eintritt des Frühlings zu erwachen.

Leuchtorgane.[1])

Viele Tiere haben das Vermögen, grünliches, seltener bläuliches Licht auszustrahlen. Diese Fähigkeit knüpft an die Produktion eines besonderen *Leuchtstoffes (Photogen),* der auch unabhängig von dem Zellplasma leuchtet.

Von den Protozoen ist insbesondere *Noctiluca miliaris* anzuführen, welche durch massenhaftes Auftreten an der Meeresoberfläche Ursache des Meeresleuchtens sein kann. Überdies wurde Leuchtvermögen bei Radiolarien *(Thalassicolla, Sphaerozoen)* beobachtet.

Bei den Metazoen sind es in der Regel entweder zerstreute Drüsenzellen meist der Haut oder aber komplizierter gebaute drüsige, mit Nerven verbundene Organe, sog. *Leuchtorgane (Leuchtdrüsen),* von denen die Lichterscheinung ausgeht. Bei den leuchtenden Coelenteraten, so Medusen *(Pelagia noctiluca),* Siphonophoren, Seefedern *(Pennatula phosphorea)* fungieren Drüsenzellen vornehmlich der äußeren Körperoberfläche als Leuchtzellen, während bei den Rippenquallen das Licht von den entodermalen Gefäßen und den Genitalorganen ausgeht. Ebenso wird aus bestimmten Drüsenzellen der Haut bei vielen Anneliden *(Acholoë, Syllideen, Chaetopterus, Enchytraeus albidus, Microscolex [Photodrilus] phosphoreus),* einzelnen Mollusken *(Phyllirhoë bucephalum, Pholas),* Copepoden *(Pleuromamma, Heterorhabdus, Metridia, Lucicutia, Oncaea)* und Ostracoden *(Cypridina, Pyrocypris)* sowie bei *Geophilus electricus* (von Drüsen der Bauchplatten) und bei *Lipura noctiluca* der Leuchtstoff ausgeschieden. Auch das Leuchten des Seesternes *Brisinga* dürfte von



Fig. 140. Männchen von *Lampyris splendidula.* Ventralansicht. ca. 3/1 *L* Leuchtorgane (Original).

[1]) C. G. Ehrenberg, Das Leuchten des Meeres etc. Abh. Akad. Berlin 1834. M. Schultze, Zur Kenntnis der Leuchtorgane von Lampyris splendidula. Arch. f. mikr. Anat. I, 1865. P. Panceri, Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi e delle foladi. Atti Accad. scienze Napoli 1873. La luce e gli organi luminosi di alcuni annelidi. Ibid. 1875. H. v. Wielowiejski, Studien über die Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVII, 1882. W. Giesbrecht, Ueber das Leuchten der pelagischen Copepoden und das thierische Leuchten im Allgemeinen. Mitth. zool. Stat. Neapel, XI, 1895. C. Chun, Atlantis. Bibl. zool. XIX, 1896. J. Bongardt, Beiträge zur Kenntniss der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXV, 1903. R. v. Lendenfeld, The radiating Organs of the deep sea fishes. Mem. Museum Compar. Zool. Harvard Coll., XXX, 1905. A. Brauer, Die Tiefseefische. Wiss. Ergebn. Deutsche Tiefsee-Exp. XV, 1906—1908. C. Chun, Die Cephalopoden. Ebenda XVIII, 1910. Irene Sterzinger, Über das Leuchtvermögen der Amphiura squamata. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVIII, 1907. F. Kutschera, Die Leuchtorgane von Acholoë astericola. Ebendas. XCII, 1909. E. Trojan, Über Hautdrüsen des Chaetopterus variopedatus. Sitzgber. Akad. Wien, 1913. Vgl. ferner Leydig, Quatrefages, Kölliker, Owsjannikow, Radziszewski, Heinemann, Dubois, Seeliger, Kurt Handrick, Joubin, Hoyle, Förster u. a.

drüsigen Hautzellen ausgehen. Unter den Echinodermen haben ferner einige Ophiuroideen *(Amphiura squamata, Ophiacantha spinulosa, Ophiopsila annulosa)* Leuchtvermögen, das nach Untersuchungen an *Amphiura squamata* von Drüsenzellen der Haut ausgeht. Bei *Amphiura squamata* liegen diese an der Spitze der Füßchen. Desgleichen sind wahrscheinlich die auch als Augen beschriebenen Organe von *Diadema saxatile (setosum)* Leuchtorgane.

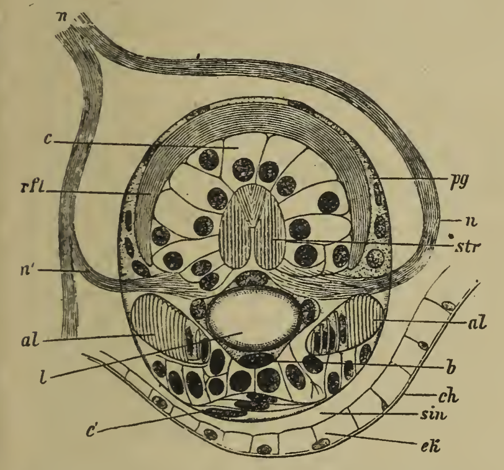


Fig. 141. Leuchtorgan von *Nematoscelis mantis*, im Längsschnitt (nach Chun, Deutung etwas verändert).

n, n' Leuchtnerven, *pg* Pigmentschichte, *rfl* Reflektor, *c* Leuchtzellen, *str* leuchtendes Stäbchenbündel (Streifenkörper), *l* Linse, *al* reflektierende Lamellen in ihrem Umkreis, *b* Bildungszellen der Linse, *c'* vor der Linse gelegener Zellkörper, *sin* Blutsinus, *ek* Hypodermis, *ch* Cuticula.

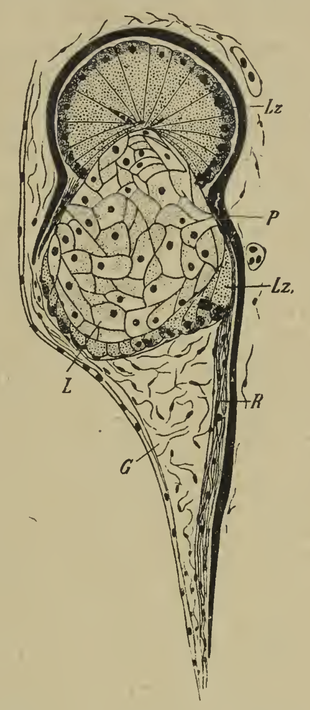


Fig. 142. Leuchtorgan von *Stomias valdiviae* (nach A. Brauer).

Lz, Lz, Leuchtdrüsen. *L* Linsenkörper, *R* Reflektor, *P* Pigmentmantel, *G* Gallertkörper.

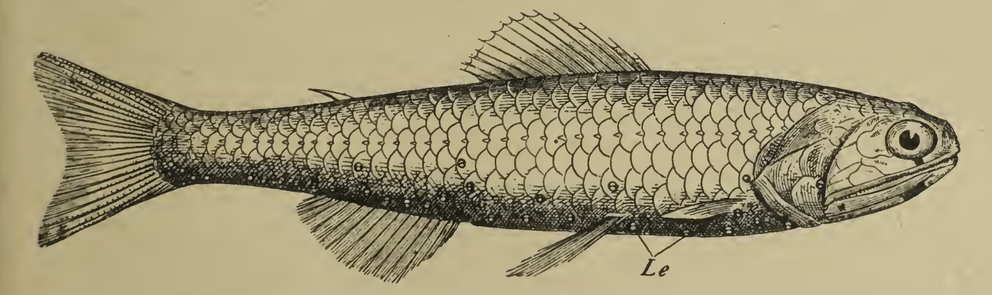


Fig. 143. *Myctophum coeruleum (Scopelus engraulis). Le* Leuchtorgane (nach Günther). ca. 1/1

Dagegen sind die *Leuchtorgane* einiger nächtlicher Käfer *(Lampyris, Luciola, Pyrophorus)* mit dem Fettkörper gleichen Ursprungs. *Bei Lampyris* (Fig. 140) liegen plattenförmige Leuchtorgane an den Ventralschienen des vorletzten und drittletzten Abdominalsegmentes; beim Weibchen von

L. noctiluca sind überdies zwei kleine knollenförmige Leuchtorgane am letzten und viertletzten Segmente, bei jenem von *L. splendidula* 5—6 Paare knollenförmiger Leuchtorgane in den Seitenteilen des Abdomens vorhanden. Bei *Pyrophorus* liegen die Leuchtorgane rechts und links im Prothorax, wozu noch ein ventrales Leuchtorgan an der ersten Abdominalschiene hinzukommt. An jedem Leuchtorgane der Käfer unterscheidet man zwei Schichten, eine direkt unter der hier durchsichtigen Haut gelegene, wachsartig durchscheinende Schichte, welche den Leuchtstoff erzeugt und somit leuchtet, und eine tiefer gelegene nichtleuchtende weiße, aus Kristalle von harnsaurem Ammoniak hältigen Zellen bestehende Lage, die als Reflektor zu wirken scheint. Das ganze Organ ist reich von Tracheen durchsetzt und mit Nerven versehen.

Auch die Leuchtorgane der Feuerwalze *(Pyrosoma)* bestehen aus linsenförmigen Gruppen von Mesenchymzellen; sie liegen über der Mitte der Flimmerbogen am Eingange des Kiemendarmes und sind ohne Verbindung mit dem Nervensystem.

Kompliziert gebaute, zuweilen *(Euphausiiden)* auch durch besondere Muskeln bewegliche, mit Linse, Reflektoren und Pigmenthülle ausgestattete Leuchtorgane (Fig. 141, 142), die man früher für accessorische Augen hielt, finden sich bei den *Euphausiiden* (Fig. 141) unter den Schizopoden neben dem Stielauge, an den Seiten zweier Thoracalgliedmaßen und zwischen den Abdominalfüßen, bei den oigopsiden Cephalopoden der Tiefsee *(Histioteuthis, Abraliopsis* u. a.) zuweilen über den ganzen Körper verbreitet, bei zahlreichen Fischen *(Argyropelecus, Sternoptyx, Myctophum, Chauliodus, Stomias* etc.) unterhalb der Augen in der Wangengegend und reihenweise an der Bauchseite sowie lateral am Körper angeordnet (Fig. 143). Alle diese Tiere leben im Dunkeln, bezw. in der Tiefe des Meeres. Auch diese Leuchtorgane sind auf modifizierte Hautdrüsen zurückführbar.

Die biologische Bedeutung der Leuchtorgane liegt zum Teil in der leichteren Auffindung der Geschlechter; in vielen Fällen dient die Lichtproduktion zur Auffindung der Beute und als Schutzmittel, vor allem aber als Mittel zur Anlockung der Beutetiere.

Organe des Kreislaufes.

Während bei den *Coelenteraten* die Verteilung der aufgenommenen Nahrung im Körper durch gefäßartige Verbreitung des Darmes stattfindet, sehen wir bei den *Coelomaten* die Abgabe bereits resorbierter Nahrung an die übrigen Organe durch die Leibeshöhle und auf einer weiteren Stufe durch ein besonderes *Blutgefäßsystem* vermittelt.

Im einfachsten Falle fehlt ein Blutgefäßsystem und es gelangt die vom Darm resorbierte Nahrungsflüssigkeit oder der Chylus in die primäre Leibeshöhle und umspült die Organe (meiste *Scolecida*) oder in das Coelom, wie bei den *Chaetognatha,* herumbewegt bloß durch die Kontraktionen der Haut-, eventuell auch der Darmmuskulatur.

Bei den Coelomaten mit geräumiger Coelomhöhle sowie bei den *Nemertinen* unter den Scoleciden bildet sich innerhalb der primären Leibeshöhle ein besonderes System von Bahnen mit streckenweise kontraktilen Wandungen, das Blutgefäßsystem, als Organ des Kreislaufes aus. Mit seiner Entwicklung ergibt sich auch eine differente Ausbildung der Körperflüssigkeiten, einer meist rotgefärbten Blutflüssigkeit in dem Blutgefäßsystem und einer die primäre Leibeshöhle erfüllenden Lymphe.

Infolge der Beziehung des Kreislaufsapparates zu den Atmungsorganen werden analog der Unterscheidung von venösem und arteriellem Blute auch die Kreislaufbahnen als arterielle und venöse unterschieden. Man nennt ein Herz, welches arterielles Blut führt, ein arterielles Herz *(Mollusken, Arthropoden)*, ein Herz, das venöses Blut führt, ein venöses *(Fische)*. Von den Gefäßen werden diejenigen, welche das Blut vom Herzen führen, *Arterien*, die das Blut zum Herzen führenden *Venen* genannt. Mit Bezug auf die Einschiebung der Atmungsorgane vor oder hinter dem Herzen, bezw. in einer Nebenbahn, wird es daher Arterien geben, die venöses Blut führen (Lungenarterien, Kiemenarterien), anderseits venöse Gefäße mit arteriellem Blute (Kiemenvenen, Lungenvenen).

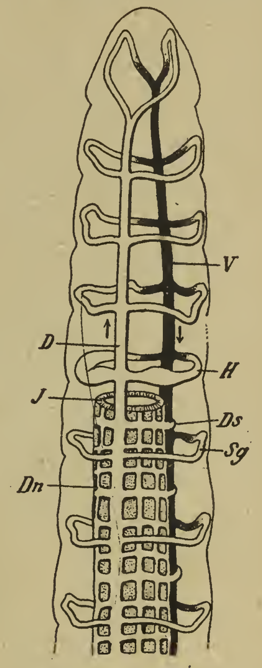


Fig. 144. Vorderer Abschnitt des Blutgefäßsystems eines *Anneliden*, schematisch (Original).

D Rückengefäß, *V* Bauchgefäß, *Sg* an der Rumpfwand verlaufende Gefäßschlingen, *H* herzartig erweiterte Querschlinge, *Dn* Darmgefäßnetz, *Ds* seine Verbindungen mit dem Bauchgefäß, *J* Darm.

Die ursprünglichste Form des Blutgefäßsystems weisen die *Anneliden* auf. Dasselbe (Fig. 144) wird hier von einem vollständig geschlossenen System von Bahnen gebildet, an dem ein dorsales sog. Rückengefäß und ein Bauchgefäß unterschieden werden, welche durch paarige (im Rumpfe metamer angeordnete) an der Körperwand verlaufende Gefäßschlingen sowie durch ein den Mitteldarm umspinnendes Gefäßnetz verbunden sind. Meist ist das Rückengefäß in ganzer Ausdehnung kontraktil und fungiert als Herz; es können indessen auch Querschlingen zu herzartigen Abschnitten differenziert sein. Das Blut strömt im Rückengefäße von hinten nach vorn, im Bauchgefäße in umgekehrter Richtung.

Ein zweiter Typus des Gefäßsystems ist für die *Arthropoden* charakteristisch. Im ursprünglichen Falle besteht das Gefäßsystem dieser Tiere aus einem an der Dorsalseite gelegenen, durch alle Rumpfsegmente verlaufenden sog. *gekammerten Rückengefäß* (Herz), welches der Körpersegmentierung entsprechend gegliedert ist und paarige seitliche, mit Klappen versehene Spaltöffnungen besitzt (Fig. 145). Es liegt in einem besonderen dorsalen Teile der Leibeshöhle, dem *Pericardialsinus* (einem Blutsinus), dessen ventrale Begrenzung durch eine besondere Membran

(Pericardialseptum) gebildet wird (vgl. Fig. 78 *c*). Das Blut ergießt sich bei der Kontraktion *(Systole)* des Herzens aus dem Vorder- und Hinterende desselben in die geräumige Leibeshöhle, welche bei den Arthropoden aus der vereinigten primären und sekundären Leibeshöhle hervorgegangen und mit dem Blutgefäßsystem zu einem einheitlichen blutführenden Körperraum vereinigt ist. In einem ventralen Hauptstrom, der Nebenströme in die Extremitäten und zu den Atmungsorganen entsendet, gelangt das Blut durch Öffnungen des Pericardialseptums in den Pericardialsinus und wird aus letzterem vom Herzen durch dessen Ostien aufgenommen. Bei höherer Differenzierung dieses Gefäßsystems (Fig. 147) schließt sich an das zuweilen verkürzte Herz ein System von Gefäßen (Arterien) an; aus den feinen Endzweigen (Kapillaren) ergießt sich das Blut in die Leibeshöhle, und sammelt sich sodann in venösen Bahnen, die zu den Atmungsorganen gehen (sog. Kiemenarterien). Das aus den Atmungsorganen zurückkehrende, arteriell gewordene Blut gelangt durch rückführende Bahnen (sog. Kiemenvenen) in den Pericardialsinus und von hier zum Herzen zurück. Das bei manchen Arthropoden *(Daphnien, Calaniden, Milben)* beobachtete sackförmige Herz (Fig. 146) ist als ein vereinfachtes, einkammeriges Rückengefäß aufzufassen.

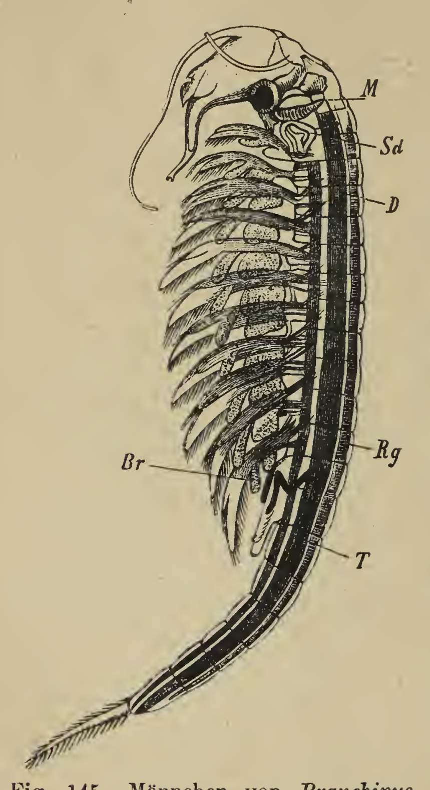


Fig. 145. Männchen von *Branchipus stagnalis* (nach Claus). $^7/_1$

D Darm, *M* Mandibel, *Rg* sog. gekammertes Rückengefäß, *Sd* Schalendrüse, *Br* Kiemenanhang der Beine, *T* Hoden.

Die Eigentümlichkeit des Gefäßsystems bei den Arthropoden besteht somit darin, daß auch bei Ausbildung besonderer Gefäße das zum Herzen zurückströmende Blut (Haemolymphe) sich stets in den Pericardialsinus ergießt und durch die Ostien des Herzens bei dessen *Diastole* aufgepumpt wird. Die Kreislaufsorgane sind nicht geschlossen, sondern kommunizieren mit der vereinigten *primären und sekundären* Leibeshöhle.

In anderer Weise ist das gleichfalls nicht geschlossene Gefäßsystem der *Mollusken* entwickelt, welches einen dritten Typus von Kreislaufsorganen repräsentiert.

Das Herz der Mollusken (Fig. 148) setzt sich aus Kammer *(Ventriculus)* und Vorkammer (Vorhof, *Atrium)* zusammen. Letztere ist dünnwandig und führt das Blut in die Kammer ein; diese besitzt eine sehr

kräftige Muskulatur, da sie das Blut in die Gefäße des Körpers einzutreiben hat. Ein Paar Semilunar- oder Taschenklappen am Ostium atrioventriculare verhindern den Rückfluß des Blutes aus der Kammer in die Vorkammer. Von der Herzkammer gehen Gefäße aus, die sich bis in kapillare Äste verzweigen. Letztere öffnen sich in die *primäre* Leibeshöhle, aus der durch rückführende Gefäße (Venen) das Blut mit dem Umwege durch die Kiemen in die Vorkammer zurückgelangt. Die sekundäre Leibeshöhle erscheint hier nicht in den Kreislaufsapparat einbezogen.

Einen solchen Typus, jedoch mit Ausbildung weiterer Komplikationen, weist das Gefäßsystem der Wirbeltiere auf.

Im einfachsten Falle (z. B. Knochenfische, Figur 149) besteht das Herz aus einer Kammer und einer Vorkammer, welche Klappen aufweisen. Von der Herzkammer entspringt ein an seiner Wurzel bulbös aufgetriebener Arterienstamm *(Aorta ascendens)*, der sich in seitliche Gefäßbogen *(Aortenbogen)* teilt, welche die Darmwand umgreifen und nach Auflösung in einem Kapillarsystem der Kiemen (Fig. 139) ihre Fortsetzung in rückführenden Gefäßen finden, die sich dorsal vom Darm zu der den ganzen Körper durchziehenden *Aorta descendens* vereinigen. Die im Körper sich verästelnden Arterien lösen sich an ihren Enden in Kapillargefäße auf, welche direkt in die Anfänge der Venen übergehen. Diese führen das Blut zum Herzen zurück. Es sind paarige Venenstämme *(Venae cardinales anteriores* und *posteriores)* zu unterscheiden, die jederseits durch einen gemeinsamen Stamm *(Ductus Cuvieri)* in einen vor dem Vorhofe gelegenen *Sinus venosus* münden. Eine große Vene *(Pfortader)* führt das vom Darmkanale zurück-

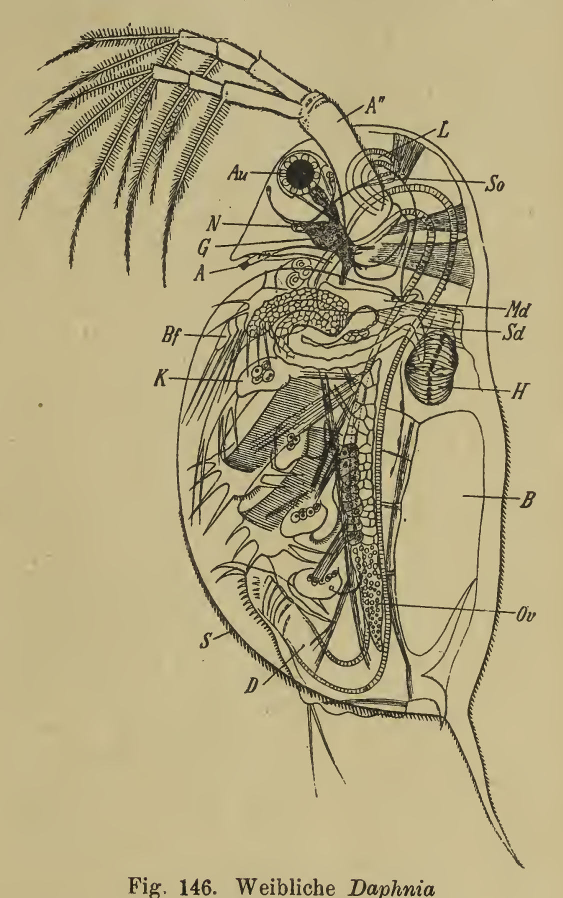


Fig. 146. Weibliche *Daphnia* (nach Claus, verändert und ergänzt). ca. 26/1

A erste, *A''* zweite Antenne, *Md* Mandibel, *Bf* erster Brustfuß, *K* Kiemensäckchen, *S* Schale, *B* Brutraum, *G* Cerebralganglion, *N* Naupliusauge, *Au* zusammengesetztes Stirnauge, *So* Scheitelsinnesorgan, *D* Darm, *L* Leberhörnchen, *Sd* Schalendrüse, *H* Herz, *Ov* Ovarium.

kehrende Blut in die Leber und löst sich hier abermals zu einem kapillaren Gefäßnetz auf, aus dem eine oder mehrere Lebervenen das Blut gleichfalls in den Sinus venosus hineinführen. Ein derartiger Zerfall innerhalb des

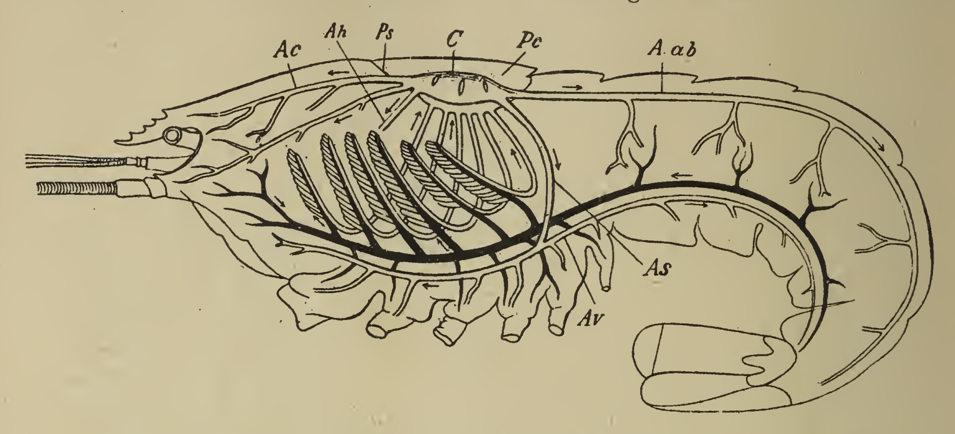


Fig. 147. Kreislaufsapparat und Kiemen vom *Hummer* (nach Gegenbaur, verändert). *C* Herz mit drei Ostienpaaren, *Pc* Pericardialsinus, *Ps* Pericardialseptum, *Ac* Augenarterie, *Ah* Leberarterie, *A. ab* dorsale Abdominalarterie, *As* Arteria sternalis, *Av* Baucharterie, oberhalb dieser der ventrale Venensinus (schwarz).

Venensystems in der Leber wird als *Pfortaderkreislauf (Leberpfortaderkreislauf)* bezeichnet. Bei den niederen Wirbeltieren tritt noch ein *Nierenpfortaderkreislauf* hinzu, indem die vom hinteren Rumpfteile stammende Caudalvene sich innerhalb der Niere wieder in feine Gefäße auflöst und durch Venae revehentes das Blut den hinteren Kardinalvenen zuführt (Fische).

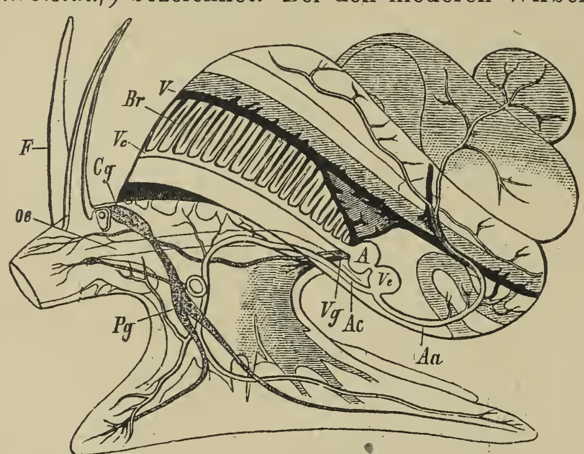


Fig. 148. Nervensystem und Kreislaufsorgane von *Paludina vivipara* (nach Leydig).

F Fühler, *Oe* Oesophagus, *Cg* Cerebralganglion mit dem Auge, *Pg* Pedalganglion mit anliegender Statocyste, *Vg* Visceralganglion, *A* Atrium des Herzens, *Ve* Ventrikel, *Aa* Aorta visceralis, *Ac* Aorta cephalica, *V* Venen, *Vc* Kiemenvene, *Br* Kieme.

Das Blutgefäßsystem der Wirbeltiere erscheint indessen nicht vollkommen geschlossen, indem die primäre Leibeshöhle durch Vermittlung eines besonderen dritten Systems von Bahnen (des *Lymphgefäßsystems)* in das Kreislaufsystem einbezogen wird (Fig. 151). Das Lymphgefäßsystem wurzelt in der primären Leibeshöhle und öffnet sich in das Venensystem, zuweilen vermittels besonderer *Lymphherzen* (Fig. 150). Endlich tritt bei den Wirbeltieren auch die Coelomhöhle (Brust-, Bauchhöhle) durch die Ausbildung von Kommuni-

kationen (Stomata) sekundär mit dem Lymphgefäßsystem und dadurch mit dem ganzen Kreislaufapparat in Verbindung.

Nicht selten kommt es bei Vertebraten vor, daß eine Arterie oder Vene auf ihrem Verlaufe plötzlich in ein Büschel feiner Gefäße zerfällt. Eine solche Bildung wird als *Wundernetz (Rete mirabile)* bezeichnet.

Das einfache, aus einer Kammer und einem Vorhofe bestehende Herz wie bei den Fischen erfährt bei den höheren Vertebraten eine Teilung durch Ausbildung einer Scheidewand. Die Teilung ist entweder unvollkommen und betrifft zunächst ausschließlich den Vorhof *(Amphibien)* oder auch teilweise die Kammer (die meisten *Reptilien*); oder sie ist vollkommen *(Krokodile, Vögel, Säugetiere)*, so daß nunmehr das Herz aus zwei Kammern und zwei Vorhöfen besteht (Fig. 151). Mit der Teilung des Herzens tritt auch eine

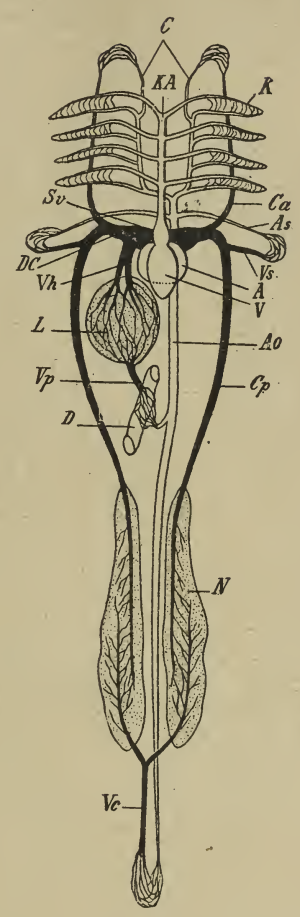


Fig. 149. Kreislaufsorgan eines Knochenfisches, schematisch (Original), die Venen sind schwarz, die Arterien einfach conturiert dargestellt.

V Ventrikel, *A* Atrium des Herzens, *KA* Kiemenarterie, *C* Carotis, *Ao* Aorta descendens, *As* Arteria subclavia für die vordere Extremität, *Vc* Vena caudalis, *Ca* vordere, *Cp* hintere Cardinalvene, *Vp* Vena portae (Pfortader), *Vh* Lebervenen (V. hepaticae), *Vs* Vena subclavia, *DC* Ductus Cuvieri, *Sv* Sinus venosus (Venensinus), *D* Darm, *L* Leber mit dem Pfortaderkreislauf, *N* Niere mit Pfortaderkreislauf, *K* Kiemen, Arterien und Venen an ihrem Übergange durch Capillarsysteme verbunden.

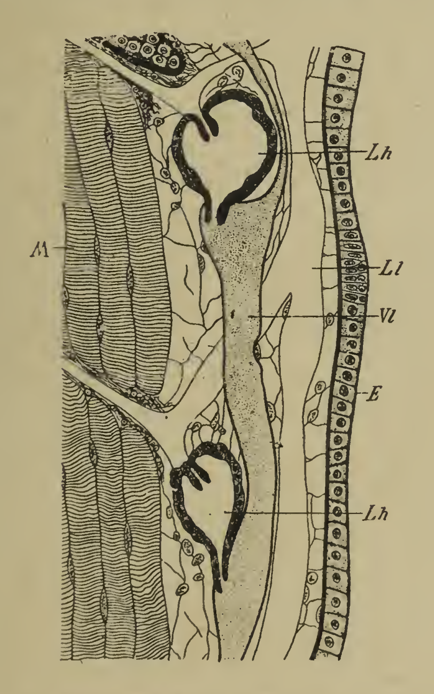


Fig. 150. Zwei Lymphherzen *(Lh)* in der Seitenlinie der Larve von *Salamandra maculosa*. Schnittbild (nach Hoyer u. Udziela).

E Hautepithel, *Ll* lateraler Lymphgefäßstamm, *M* Rumpfmuskulatur, *Vl* Lateralvene.

vollkommene oder unvollkommene Teilung des von der Herzkammer entspringenden großen Gefäßstammes ein.

Die Teilung des Herzens erfolgt im Zusammenhange mit dem Auftreten der Lunge als Atmungsorgan an Stelle der Kiemen und der Ausbildung eines besonderen Lungenkreislaufes (kleiner Kreislauf) neben dem Körperkreislauf (großer Kreislauf).

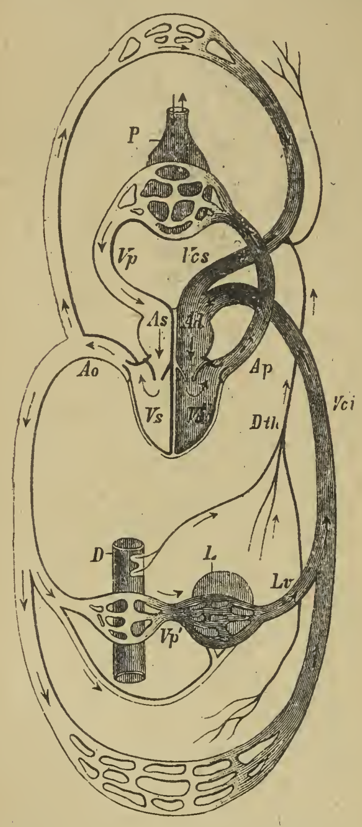


Fig. 151. Schematische Darstellung des vollkommen getrennten rechten und linken Herzens und doppelten Kreislaufes (nach Huxley).

Ad Atrium dextrum mit der oberen und unteren Hohlvene, *Vcs*, *Vci*; *Dth* Ductus thoracicus als Hauptstamm der Lymph- und Chylusgefäße, *Vd* Ventriculus dexter, *Ap* Arteria pulmonalis, *P* Lunge, *Vp* Vena pulmonalis, *As* Atrium sinistrum, *Vs* Ventriculus sinister, *Ao* Aorta, *D* Darm, *L* Leber, *Vp'* Pfortader, *Lv* Lebervene.

Die Nebenbahn zur Lunge *(Arteria pulmonalis)* entwickelt sich vom letzten Aortenbogen aus; zugleich entwickeln sich besondere, das Blut von der Lunge zum Herzen in den linken Vorhof zurückführende Gefäße *(Vena pulmonalis)*, während der rechte Vorhof die Körpervenen aufnimmt. Diese Bildungsverhältnisse finden sich von den Amphibien angefangen bis zu den Säugetieren.

Das Herz der Fische ist ein venöses, da die Kiemen nach dem Herzen in den großen Kreislauf eingeschaltet sind. Mit dem Auftreten des Lungenkreislaufes sehen wir zunächst bei *Amphibien* und den meisten *Reptilien* in der einfachen *(Amphibien)* oder unvollkommen geteilten (die meisten *Reptilien*) Herzkammer das aus dem rechten Vorhofe einfließende venöse und das aus dem linken Vorhofe kommende arterielle Blut sich mischen, so daß alle von der Kammer entspringenden Gefäße gemischtes Blut führen. Erst mit der vollkommenen Teilung der Herzkammer *(Säuger, Vögel)* tritt die Scheidung des Herzens in eine rechte venöse und linke arterielle Hälfte und damit die vollkommene Ausbildung des doppelten Kreislaufes ein. Die linke Kammer entsendet nunmehr das aus dem linken Vorhofe aufgenommene arterielle Blut in den Körper, während das vom Körper zurückströmende venöse Blut in den rechten Vorhof gelangt (großer Kreislauf). Das aus dem rechten Vorhofe in die rechte Kammer einströmende Blut geht aus dieser in die Lunge und kehrt von hier arteriell geworden in den linken Vorhof zurück (kleiner Kreislauf) (Fig. 151).

Es gibt eine Anzahl Tierformen, so einige *Anneliden,* zahlreiche *Copepoden* und *Ostracoden (Cypris),* die meisten Milben, die *Bryozoen,* welche

kein Blutgefäßsystem besitzen. Sein Fehlen ist in diesen Fällen durch Rückbildung zu erklären. Als eigenartige Bildung ist das gegen die Leibeshöhle vollkommen geschlossene Blutgefäßsystem von *Lernanthropus* und einigen anderen parasitischen *Copepoden* anzusehen.

Excretionsorgane (Nieren).

Die Excretionsorgane sind diejenigen Organe, durch welche die im Körper entstandenen stickstoffhältigen Endprodukte des Stoffwechsels und das Wasser aus dem Körper ausgeschieden werden. Die Bildung der Harnprodukte, bezw. ihrer Vorstufen, vollzieht sich in allen Teilen des Körpers.

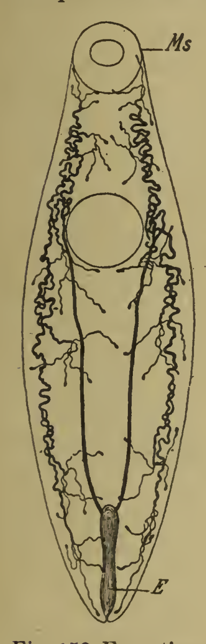


Fig. 152. Excretionsapparat von *Allocreadium (Distomum) isoporum* (nach Looss).

Ms Mundsaugnapf, *E* Endblase des Excretionsapparates.

Bei den *Protozoen* ist die pulsierende Vakuole (Fig. 26, 27) das Excretionsorgan, eine bestimmte, sich in Intervallen kontrahierende Stelle des Plasmaleibes, an der sich Flüssigkeit sowie die Excretkörnchen ansammeln und durch einen Porus entleert werden. Sie fehlt den meisten endoparasitischen und marinen Formen.

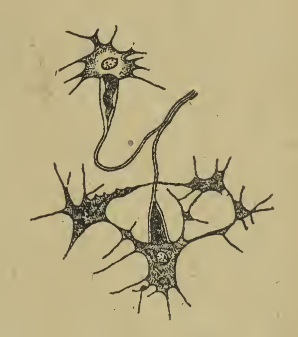


Fig. 153. Wimperkölbchen der Niere eines Bandwurmes *(Phyllobothrium)* stark vergrößert (nach Pintner).

Bei den *Coelenteraten* fehlen in der Regel besondere Excretionsorgane. Hier werden die stickstoffhältigen Endprodukte durch alle Zellen direkt ausgestoßen, besonders wo wie bei vielen *Cnidarien* sich alle Zellen im Kontakt mit dem umgebenden Medium befinden. Zuweilen unterscheidet man im Entoderm besondere Zellgruppen mit Konkrementen als excretorisch, wie jene in den durch einen Porus ausmündenden sog. Subumbrellapapillen am Ringgefäße von *Aequorea*.

Ein besonderes Excretionssystem findet sich erst bei den *Coelomaten* in Gestalt gewundener, mit spezifischem, im einzelnen verschieden gebautem Endapparat am Innenende ausgestatteter Kanälchen *(Nephridien)*. Im Endapparat wird ein Wasserstrom erzeugt, der durch das Kanälchen abfließt und die durch das Epithel des Kanälchens abgeschiedenen Exkretionsprodukte hinaus befördert.

Hier ist zunächst das *Scolecidennephridium*, das sog. Wassergefäßsystem der *Scoleciden* anzuführen. Dieses Nephridium (Fig. 152) erscheint in Form paariger einfacher oder verzweigter, an der Innenwand mit einzelnen Geißeln ausgestatteter Kanäle, die entweder getrennt oder mittels gemeinsamer kontraktiler Endblase nach außen münden. An den Innen-

enden der Kanäle finden sich geschlossene Wimperkölbchen, welche durch kapillare Röhrchen mit den Kanälen in Verbindung stehen (Fig. 153). Den Abschluß jedes Wimperkölbchens bildet eine Zelle, deren flackernde Geißel in das Kölbchen hineinragt und einen lebhaften Wasserstrom erregt.

Die reiche Verästelung des Nephridiums (Wassergefäßsystems) bei den *Platyhelminthen* hängt mit dem Fehlen eines Blutgefäßsystems und größerer Leibeshöhlenräumlichkeiten zusammen, wodurch eine lebhafte Zirkulation der Säfte verhindert ist. Die Niere holt hier mit ihren zahlreichen Ästen die Exkretionsprodukte aus den einzelnen Gewebsteilen heraus und

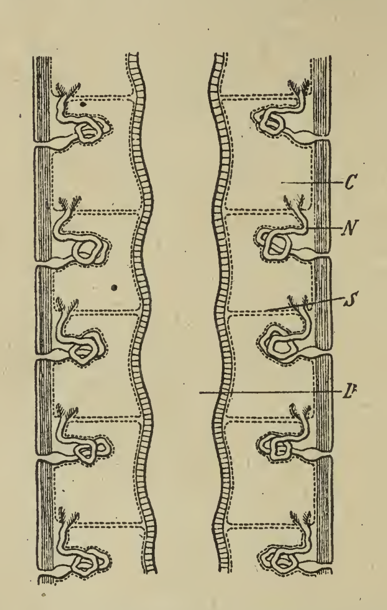


Fig. 154. Schematischer Längsschnitt eines *Anneliden* zur Darstellung der Nephridien (Segmentalorgane) (Original).
C Coelom, *D* Darm, *N* Nephridien, *S* Dissepimente.

Fig. 155. Antennendrüse von *Mysis* (nach Grobben).
Es Endsäckchen, *Hk* Harnkanälchen, *A* Ausführungsgang.

bietet in ihrer Verbreitung eine Analogie zu dem Tracheensystem der Insekten.

Die Nierenorgane der *Nematodes* unter den Scoleciden sind vielleicht keine Nephridien. Ihr Excretionsorgan besteht in der Regel aus zwei in den Seitenlinien des Körpers verlaufenden Kanälen, die sich in der vorderen Körpergegend zu einem ventral ausmündenden Endgang vereinigen. Diese Gänge gehören einer einzigen großen Zelle an. Bei manchen Nematoden werden sie durch eine sog. Bauchdrüse ersetzt. Danach bestünde bei den Nematoden eine Substitution der Nephridien durch eine exkretorische Hautdrüse.

Bei den übrigen *Protostomia* tritt das Scolecidennephridium als embryonale Niere *(Pronephridium)* auf und wird beim ausgewachsenen

Tiere durch ein anderes Nephridium *(Metanephridium* Hatschek) ersetzt, welches mittels eines Wimpertrichters *(Nephrostom)* in Kommunikation mit dem Coelom steht, allerdings zuweilen sekundär gegen dasselbe abgeschlossen sein kann. Auch diese Nephridien (Fig. 154) treten paarig auf und haben die Gestalt schleifenförmig gewundener Kanäle, deren drüsiges Epithel bewimpert ist. Die Ausmündung erfolgt lateral, zuweilen unter Vermittlung einer Blase. Infolge der Verbindung des Nephridiums mit dem Coelom wird auch die Coelomflüssigkeit durch dasselbe nach außen befördert.

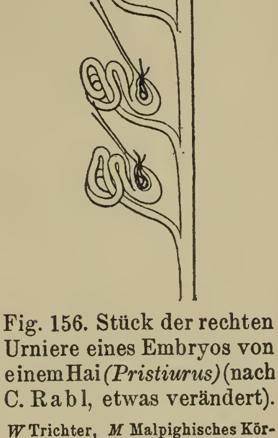


Fig. 156. Stück der rechten Urniere eines Embryos von einem Hai *(Pristiurus)* (nach C. Rabl, etwas verändert).
W Trichter, *M* Malpighisches Körperchen der Urnierenkanälchen, *U* Urnierengang.

Diese Nephridien treten bei den *Anneliden* (Fig. 154) der Segmentierung des Körpers entsprechend in vielfacher Zahl auf und sind hier als *Segmentalorgane* bekannt. Der Trichter des Nephridiums ragt immer in die Coelomhöhle des vorhergehenden Segmentes.

Bei den *Mollusken* sind die Nephridien bloß in einem Paare vorhanden und nehmen die Form umfangreicher, infolge vorspringender Falten schwammiger Säcke an.

Im Kreise der *Arthropoden* finden sich diese Nephridien bei *Peripatus* noch in fast allen Rumpfsegmenten, bei den *Crustaceen* als *Antennendrüse* und *Maxillar-* oder *Schalendrüse* nur im Segmente der 2. Antenne und 2. Maxille, bei *Xiphosuren* und *Arachnoideen* als *Coxaldrüse* im Thorax. Mit dem Mangel jeglicher Bewimperung bei Arthropoden fehlen auch diesen Kanälen die Wimpern. Ferner erscheint als Charakter der Arthropoden-Nephridien, daß sie gegen die Leibeshöhle geschlossen sind und an Stelle des Wimpertrichters ein drüsiges Säckchen *(Endsäckchen)* besitzen, welches als Coelomrest aufgefaßt wird (Fig. 146, 155). Diese Eigentümlichkeit steht wohl damit im Zusammenhange, daß die sekundäre Leibeshöhle bei Arthropoden mit der primären Leibeshöhle und dem Blutgefäßsystem zu einem einheitlichen blutführenden Körperraum vereinigt ist.

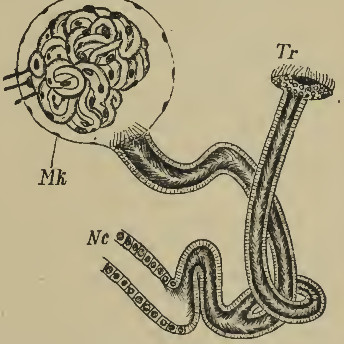


Fig. 157. Harnkanälchen aus dem oberen Nierenabschnitt von *Proteus* (nach Spengel).
Nc Harnkanälchen, *Tr* Wimpertrichter, *Mk* Malpighisches Körperchen.

Bei den *Insekten, Chilopoden* und *Myriapoden* sind keine Nephridien vorhanden und hier wohl rückgebildet. Als substituierende Organe treten die *Malpighischen Gefäße* (Fig. 130) auf, exkretorische Anhangsdrüsen des

Enddarmes von Schlauchform; gleiche Organe finden sich bei Arachnoideen und Crustaceen, gehören aber hier dem Mitteldarme an.

Als Nephridien vom Typus der Segmentalorgane erscheinen auch die Nieren bei den *Vertebraten.* In der Reihe der Vertebraten zeigt die gleichfalls paarige Niere drei Systeme von Kanälchen (Harnkanälchen): die *Vorniere (Pronephros),* die *Urniere (Mesonephros)* und die *Nachniere (Metanephros).* Die embryonal zuerst entstehende Vorniere beschränkt sich auf wenige Segmente hinter dem Kopfe und besteht aus durch Wimpertrichter mit dem Coelom kommunizierenden Kanälchen, die zu einem in der Nähe gelegenen Wundernetz (Glomus) in Beziehung stehen und durch einen gemeinsamen längsverlaufenden Ausführungsgang *(Vornierengang)* in die Kloake münden. Während die Vorniere verschwindet, entsteht weiter hinten die *Urniere (Wolffscher Körper).* Sie besteht ursprünglich aus segmental angeordneten, sekundär aber meist vermehrten Harnkanälchen, welche in den Vornierengang münden, der dadurch zum *Urnierengang (Wolffschen Gang)* wird (Fig. 156). Die Harnkanälchen stehen mittels Nephrostomen mit dem Coelom in Verbindung; außer dem Nephrostom ist noch eine zweite Bildung vorhanden, das *Malpighische Körperchen,* bestehend aus einem Wundernetze (Glomerulus), das in einer seitlichen bläschenförmigen Erweiterung des Harnkanälchens eingesenkt liegt (Fig. 157). Der erhöhte Blutdruck in dem Wundernetze befördert die Sekretion in den Epithelzellen des Malpighischen Körperchens.

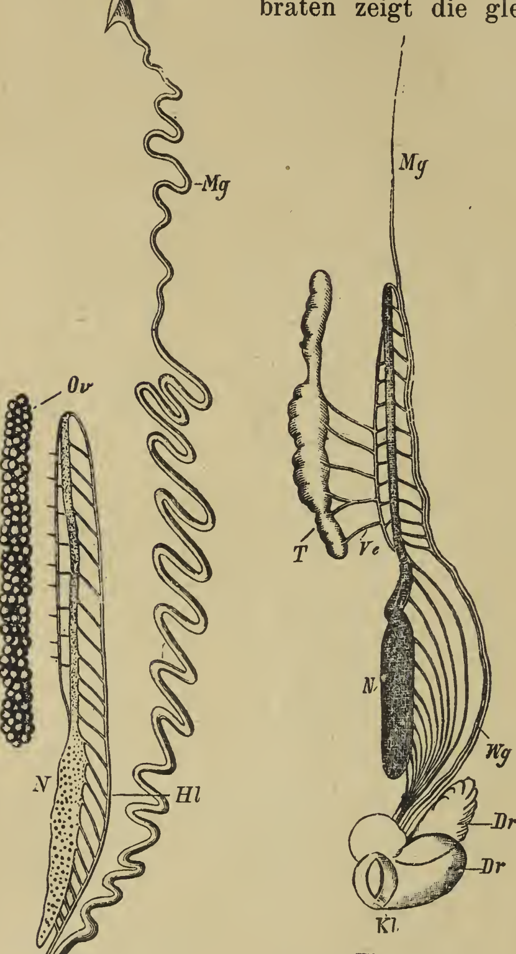


Fig. 158.
Linksseitiger Harn- und Geschlechtsapparat eines weiblichen Salamanders *(Salamandra maculosa)* ohne den Kloakenteil. *Ov* Ovarium, *N* Niere, *Hl* der dem Wolffschen Gang entsprechende Harnleiter, *Mg* Oviduct (Müllerscher Gang).

Fig. 159.
Linksseitiger Harn- und Geschlechtsapparat eines männlichen Salamanders, mehr schematisch. *T* Hoden, *Ve* Vasa efferentia, *N* Niere mit den austretenden Sammelröhrchen, *Mg* rudimentärer Müllerscher Gang, *Wg* Wolffscher Gang oder Samenleiter, *Kl* Kloake mit den Nebendrüsen *Dr* der linken Seite.

Bei *Fischen* und *Amphibien* (Fig. 158, 159) fungiert die Urniere zeitlebens und auch die Wimpertrichter der Harnkanälchen erhalten sich bei einigen *Selachiern* und den *Amphibien.* In den übrigen Fällen fehlt der Trichter beim ausgebildeten Tiere und erscheint durch das Malpighische Körperchen verdrängt, welches nunmehr das innere Ende des Harnkanälchens einnimmt.

Bei *Reptilien, Vögeln* und *Säugetieren* ist die Niere des ausgewachsenen Tieres *(Nachniere)* eine Neubildung, die sich im Anschlusse an den hinteren Teil der Urniere entwickelt, worauf die Urniere sich rückbildet. Der aus einer Ausstülpung des Urnierenganges enstehende Ausführungsweg der Nachniere heißt *Ureter (Harnleiter).* Die Nachniere entbehrt stets der Nephrostomen. Sie stellt ein aus einer großen Zahl zusammengedrängter Harnkanälchen sich aufbauendes drüsiges Organ vor.



Fig. 160. Nierenbläschen (Speicherniere) von *Ascidia mentula* (nach Dahlgrün). C Harnkonkrement.

Erweiterungen im Verlaufe des Urnierenganges fungieren bei den Fischen als Harnblase. Dagegen ist die Harnblase der Amphibien, Reptilien und Säuger eine Bildung der ventralen Kloakenwand.

Durch die Beziehung der mit Wimpertrichtern versehenen Nierenkanälchen zum Coelom dienen diese auch zur Ausleitung der an der Coelomwand entwickelten Genitalprodukte *(Anneliden,* einige *Mollusken, Brachiopoden).* In anderen Fällen (weibliche *Vertebraten,* gewisse *Anneliden)* sind besondere Genitalgänge von ähnlichem Baue wie die Nephridien vorhanden. Es erweisen sich nicht bloß diese Gänge, sondern höchstwahrscheinlich überhaupt alle Genitalgänge auch bei Ausbildung gesonderter Genitaldrüsen auf umgewandelte Nephridien zurückführbar.

Als *Speichernieren* (Fig. 160) werden geschlossene Säckchen oder Zellgruppen oder auch isolierte Zellen bezeichnet, die im Innern des Körpers gelegen sind, eines Ausführungsganges entbehren und die Harnprodukte in sich aufspeichern. Derartige Speichernieren finden sich bei *Tunicaten, Arthropoden* vor.

Geschlechtsverhältnisse und Fortpflanzung.[1])

Die *Fortpflanzung* oder *elterliche Zeugung* beruht darauf, daß von einem Tiere ein gewisser Überschuß an produziertem Material zum Aufbau eines neuen Individuums dient.

Die Fortpflanzung ist entweder eine *zweigeschlechtliche (digene)* oder eine *eingeschlechtliche (Parthenogenese)* oder aber eine *ungeschlechtliche.*

---

[1]) Vgl. R. Leuckarts Artikel: „Zeugung" in R. Wagners Handwörterbuch d. Physiol. 1853. V. Hensen, Die Physiologie der Zeugung. Hermanns Handbuch d. Physiol. VI, 1881.

Unter *digener Fortpflanzung* versteht man bei Metazoen jene, bei der eine kopulierte Genitalzelle (Eizelle mit Samenzelle) den Ausgang für die Entstehung eines neuen Individuums bildet. Sie fehlt bei keinem Metazoon. Bei den Protozoen hat die Kopulation (bezw. Konjugation) zweier Individuen dieselbe Bedeutung.

Die Genitalzellen (Geschlechtsprodukte) der Metazoen, Samenzelle und Eizelle, entstehen in der Regel in verschiedenen Individuen (Männchen und Weibchen) derselben Art; wir nennen dieses Verhältnis die Getrenntgeschlechtlichkeit *(Gonochorismus)*. Finden beiderlei Geschlechtsprodukte in demselben Individuum ihre Entstehung, so spricht man von *Hermaphroditismus*. Hermaphroditen (Zwitter) sind die meisten *Spongien*, einige Cnidarien *(Hydra, Cerianthus, Chrysaora)*, die *Ctenophoren*, die *Platyhelminthen*, einige *Nematoden* und *Entoprocta*, die *Oligochaeten* und *Hirudineen*, die *Bryozoen (Ectoprocta)*, unter den Mollusken die *Opisthobranchier* und *Pulmonaten*, sowie einige Lamellibranchier *(Ostrea, Pecten, Sphaerium* u. a.), ferner unter den Krebsen die meisten *Cirripedien*, die *Cymothoiden*, einige Echinodermen *(Synapta, Amphiura squamata)*, die *Chaetognathen*, die *Tunicaten* und unter den Vertebraten einige Knochenfische *(Serranus, Chrysophrys* u. a.). Gelegentlich wird Hermaphroditismus als ausnahmsweises Vorkommen bei getrenntgeschlechtlichen Formen beobachtet.

Hermaphroditen verhalten sich in der Regel wechselweise als Männchen und Weibchen (Wechselkreuzung). Die Selbstbefruchtung hermaphroditischer Formen wird häufig durch ungleichzeitige Reifung der beiderlei Geschlechtsprodukte verhindert. Immerhin kommt Selbstbefruchtung bei Hermaphroditen in vielen Fällen vor. Der Hermaphroditismus kann auch ein im Lebenslaufe des Individuums zeitlich getrennter sein, wie bei den *Cymothoiden*, die sich in der Jugend als Männchen, im ausgebildeten Zustande nur als Weibchen verhalten.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Trennung der Geschlechter aus dem Hermaphroditismus hervorgegangen ist. Fraglich indessen bleibt es, ob unter den hermaphroditischen Formen der heutigen Lebewelt dieser ursprüngliche Hermaphroditismus noch vertreten ist. Möglicherweise ist der Hermaphroditismus bei *Spongien, Hydra, Ctenophoren* und *Platyhelminthen* ein solcher. In allen anderen Fällen dagegen scheint der Hermaphroditismus ein sekundärer zu sein und hat sich beim Weibchen ausgebildet.

Das Vorkommen männlicher Tiere (sog. *Ergänzungsmännchen)* bei einigen hermaphroditischen *Cirripedien* und *Nematoden* ist in letzterem Sinne zu verstehen.

Unter *Parthenogenese* (Jungfernzeugung) versteht man die Fortpflanzung durch Eier, welche der Befruchtung nicht bedürfen. Sie ist, wie die Reifeerscheinungen der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier beweisen, aus der digenen Fortpflanzung durch Ausfall der Befruchtung hervorgegangen.

Parthenogenese findet sich bei einigen *Nematoden*, bei *Rotatorien*, häufig bei Arthropoden (*Apus*, *Artemia*, Sommereier der *Cladoceren*, bei *Cypris*, bei *Machilis*, *Hymenopteren*, *Phasmatiden*, den Pflanzenläusen, bei *Psychiden* und *Solenobia* unter den Schmetterlingen). Exzeptionelle Parthenogenese wurde bei *Bombycimorphen* beobachtet. Bei den in Staaten lebenden Hymenopteren entstehen aus den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nur Männchen (sog. *Arrenotokie*). Parthenogenese im Larvenzustande, wie bei *Heteropeza (Miastor)* (Fig. 161), der sog. Ammengeneration der *Trematoden* und bei einer *Chironomus*puppe wird auch *Paedogenese* genannt.

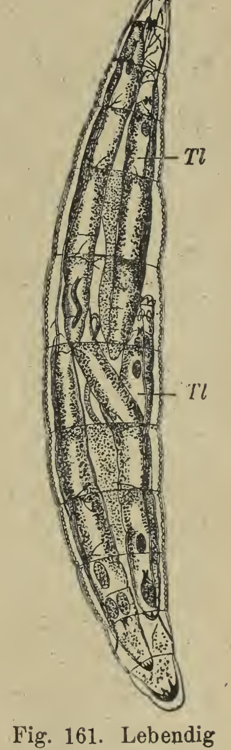


Fig. 161. Lebendig gebärende *Heteropeza- (Miastor-)*Larve (nach Pagenstecher). $^{80}/_1$ *Tl* Tochterlarven.

Die Art der Fortpflanzung, die man früher als *Sporogonie* bezeichnete, fällt zumeist unter die Parthenogenese. Es ist indes nicht ausgeschlossen, daß einzelne Fälle sich als *Sporogonie (Agamogonie)* erweisen werden, d. h. als Fortpflanzung durch Zellen (Keime, Sporen, Agameten), die nicht nur der Befruchtung nicht bedürfen, sondern auch nicht nachweisbar auf ein ursprünglich befruchtungsbedürftiges Ei zurückführbar sind (*Dicyemiden*).

Ungeschlechtliche Fortpflanzung ist jene durch Teilung und Knospung (Sprossung). Sie hängt mit großer Regenerationsfähigkeit zusammen und findet sich als allgemeine Vermehrungsart bei den Protozoen sowie auch verbreitet bei zahlreichen niederen Metazoen (*Spongien*, *Polypen*, *Turbellarien*, *Entoprocten*, *Anneliden*, *Bryozoen*, *Tunicaten*). Bei den Metazoen entsteht das neue Individuum aus den Gewebsschichten des elterlichen Körpers, welche an den Stellen der Neubildung embryonalen Charakter annehmen und sich lebhaft vermehren.

Bei der Teilung zerschnürt sich ein Organismus in zwei nahezu gleichgroße Stücke, an denen die infolge der Teilung fehlenden Abschnitte durch Regeneration ersetzt werden. Die Teilung ist entweder Querteilung (senkrecht zur Hauptachse) oder Längsteilung (parallel zur Hauptachse des Körpers).

Von Knospung oder Sprossung spricht man dann, wenn das neue Individuum aus einem kleinen Teile des Muttertieres hervorgeht. Sie beruht jedoch im Gegensatze zur Teilung nicht auf einfachen Regenerationsvorgängen, sondern auf Neuaktivierung embryonal gewordener Teile des elterlichen Körpers. Auch kann für sie als eigentümlich hervorgehoben werden, daß die Hauptachse der Knospe mit der Hauptachse des elterlichen Körpers zur Zeit der Entstehung einen Winkel bildet. Die Knospe sitzt demnach als Anhang dem Elterntiere an. Die Knospung erfolgt ge-

wöhnlich nach außen, nur ausnahmsweise nach innen *(Statoblasten* der *Süßwasser-Bryozoen);* sie vollzieht sich bei den Metazoen zuweilen an einem bestimmten Fortsatze des Körpers, dem *Stolo prolifer (Tunicaten, Entoprocta, Bryozoa).*

Die Knospung bietet gewisse Anschlüsse an die Teilung, und manche Fälle werden bezüglich ihrer Zuordnung zur Knospung oder Teilung eine verschiedene Beurteilung finden.

Geschlechtslose Individuen. Bei einer Anzahl von Tieren gibt es Individuen, deren Genitalapparat sich nicht zur Reife entwickelt, sondern verkümmert; sie werden als geschlechtslose Individuen bezeichnet. Die sog. Arbeiter der in Staaten lebenden *Hymenopteren* gehören hierher; es sind Weibchen mit verkümmertem Geschlechtsapparate. Im Zusammenhange damit steht die besondere Formerscheinung dieser Individuen. Bei den gleichfalls in Staaten lebenden *Termiten* handelt es sich um geschlechtlich verkümmerte Männchen und Weibchen, die meist in zweierlei Form, als Arbeiter und Soldaten, letztere mit großem Kopfe, entwickelt sind. Auch bei stockbildenden Tieren finden sich Individuen ohne jegliche Fähigkeit der Fortpflanzung (Avicularien der *Bryozoen*, Lateralindividuen von *Doliolum*).

Die Fortpflanzung, hervorgegangen aus der Produktion eines Überschusses, hängt innig mit der Begrenztheit des individuellen Wachstums zusammen. Wir sehen daher auch, daß die Fortpflanzung erst eintritt, wenn das Körperwachstum einen gewissen Abschluß zeigt. Es trifft dies zunächst für die geschlechtliche Fortpflanzung bei Coelomaten zu und hängt mit den weiteren Leistungen des Körpers bei der Fortpflanzung (wie Begattung, Brutpflege) zusammen. Dagegen wird, im offenbaren Zusammenhange mit einer sehr einfachen Art der geschlechtlichen Leistung, digene Fortpflanzung bei niederen Metazoen *(Coelenteraten),* desgleichen ungeschlechtliche Vermehrung, sowie in einigen Fällen Parthenogenese (die Paedogenese) auch bei Coelomaten schon an Jugendformen beobachtet. Nach Chun gelangen wahrscheinlich unter dem Einflusse erhöhter Temperatur die Larven gelappter Rippenquallen *(Eucharis, Bolina)* nach dem Verlassen der Eihülle zur Geschlechtsreife, bilden nach Abstoßung der Genitalprodukte die Keimlager zurück, um nach Vollendung der Metamorphose zum zweiten Male geschlechtsreif zu werden. Dieses Vorkommen wurde als *Dissogonie* bezeichnet. Sie wurde auch bei *Nereis dumerili* beobachtet (Hempelmann). In ähnlicher Weise verhalten sich zahlreiche Hydroidmedusen *(Phialidium variabile)* und Siphonophoren *(Forskalia, Halistemma),* indem sie in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung vor Eintritt in das Endstadium Geschlechtsprodukte erzeugen. Hieran schließen sich die häufigen Fälle unter den Coelomaten, in denen die Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung wohl nach Erlangung des definitiven Formzustandes, aber vor Erreichung der definitiven Körpergröße des Individuums eintritt.

Geschlechtsorgane.

Während bei den Protozoen der ganze einzellige Körper der digenen Fortpflanzung dient, sind es bei den Metazoen bestimmte Zellen, die Geschlechtszellen oder Genitalprodukte, von denen man die männliche als *Samenzelle*, die weibliche als *Eizelle* bezeichnet. Sie liegen, die *Spongiarien* ausgenommen, an bestimmten Stellen des Körpers, den Genitalorganen oder Geschlechtsorganen *(Gonaden)*. Die Genitalorgane zeigen epithelialen Bau, allerdings in manchen Fällen verwischt, und werden wegen ihrer häufigen Ähnlichkeit mit Drüsen auch als *Genitaldrüsen* (Keimdrüsen) bezeichnet. Die männliche Gonade heißt Hoden *(Testis)*, die weibliche Eierstock *(Ovarium)*.

Fig. 162.

a Die weiblichen Geschlechtsorgane von *Pulex* (nach Stein). *Ov* Eiröhren, *Rs* Receptaculum seminis, *V* Vagina, *Gl* Anhangsdrüse. — *b* die männlichen Geschlechtsorgane einer Wasserwanze *(Nepa)* (nach Stein). *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *Gl* Anhangsdrüsen, *D* Ductus ejaculatorius.

Bei den *Spongiarien* finden sich noch keine Genitalorgane vor, sondern die Genitalzellen liegen einzeln verstreut im Mesenchym des Körpers und gelangen durch Dehiszenz nach außen.

Bei den *Cnidarien* sind es bestimmte, radiär gelagerte Stellen des Ectoderm- oder Entodermepithels, an denen die Genitalprodukte subepithelial gelegen sind, im Ectoderm bei den Hydrozoen, im Entoderm bei den Anthozoen und Scyphozoen. Bei den *Ctenophoren* liegen die Keimlager den Rippengefäßen an; ihr Ursprung ist nicht sichergestellt. In allen diesen Fällen gelangen die Genitalprodukte durch Dehiszenz ins Freie.

Die Genitalzellen der *Coelomaten* liegen stets im Mesoderm, und zwar im Epithel der Coelomsäcke, durch deren Ausführungsgänge sie ausgeleitet werden.

Bei den *Scoleciden* (Fig. 33) fungieren die kleinen Coelomsäcke in toto als Genitaldrüsen. Bei den übrigen Coelomaten dagegen enthält nur ein Teil (Keimlager) der Coelomsackwand die Genitalzellen (Fig. 34), häufig trennt sich der das Keimlager tragende Teil der Coelomwand als besondere Genitaldrüse von dem übrigen Coelom ab (Fig. 35); ersteres findet sich bei Anneliden, einigen Mollusken, Bryozoen, Brachiopoden, bei Vertebraten im weiblichen Geschlechte, letzteres in den übrigen Fällen. Zur Ausfuhr der Genitalprodukte dienen die Ausführungsgänge der Coelom-

säcke, welche bei den Scoleciden ausschließlich als Genitalgänge, bei allen übrigen *Coelomaten* als Nephridien entwickelt sind, deren Wimpertrichter die losgelösten Geschlechtsprodukte aufnehmen. Bei teilweiser oder vollkommener Abtrennung der Keimlager als besonderer Keimdrüsen ist ein gesonderter Ausführungsgang vorhanden, der höchstwahrscheinlich stets auf ein Nephridium zurückzuführen ist; seltener findet sich ein bloßer Porus *(Salmoniden,* manche *Anneliden)* zur Ausfuhr der Genitalprodukte vor.

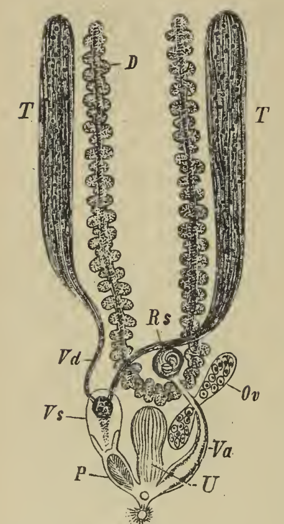


Fig. 163. Geschlechtsapparat von *Dalyellia (Vortex) viridis* (nach M. Schultze).

T Hoden, *Vd* Vas deferens, *Vs* Samenblase, *P* Penis, *Ov* Ovarium (Keimstock), *U* Uterus, *Va* Vagina, *D* Dotterstöcke, *Rs* Receptaculum seminis.

Die Ausführungsgänge der Genitaldrüsen zeigen in der Regel eine Reihe von Differenzierungen.

Der Ausführungsgang der männlichen Keimdrüse (Fig. 162 *b*), der *Samenleiter (Vas deferens),* bildet häufig eine Auftreibung oder einen Anhang zur Aufsammlung des Spermas, die *Samenblase (Vesicula seminalis),* und trägt besondere Drüsen *(Vorsteherdrüse* oder *Prostata),* deren Sekret sich dem Sperma beimischt. Der Endabschnitt des Ausführungsganges besitzt behufs Ejakulation des Spermas eine kräftige Muskulatur und wird als Ausspritzungskanal *(Ductus ejaculatorius)* unterschieden, dem sich in der Regel Kopulationsorgane zur Übertragung des Samens in die weiblichen Geschlechtsorgane anschließen. Das Begattungsorgan (Penis, Cirrus) ist entweder einstülpbar oder ein äußerer, im Anschlusse an die Genitalöffnung entwickelter Anhang (äußeres Genitale). Auch besonders umgewandelte Gliedmaßen können als Hilfsorgane der Begattung fungieren, so bei Krebsen, Spinnen.

Bei den Cephalopoden fungiert ein eigentümlich umgewandelter (hectocotylisierter) Kopfarm als Hilfsorgan bei der Begattung; er trennt sich bei einigen Formen *(Tremoctopus, Argonauta)* als individualisierter Begattungsapparat (sog. Hectocotylus) ab, der die Spermatophoren enthält und den Samen in den weiblichen Körper überträgt.

Der Ausführungsgang der weiblichen Genitaldrüse (Fig. 162 *a*), der *Eileiter (Oviduct),* besitzt oft einen besonderen Anhang *(Samentasche* oder *Receptaculum seminis),* der das Sperma nach der Begattung aufnimmt, und dient in einem erweiterten Abschnitte als Fruchtbehälter *(Uterus),* in welchem sich die Embryonen entwickeln. Der Endteil des Ausführungsapparates, der zur Aufnahme des Begattungsgliedes dient, wird als *Scheide (Vagina)* unterschieden. Dazu können Drüsen hinzutreten, welche Hüllen zum Schutze des Eies liefern. Auch im weiblichen Geschlechte schließen sich an die Genitalöffnung Bildungen der Haut an, die mit jenen im männlichen Geschlechte der Anlage nach übereinstimmen, somit morpho-

logisch gleichwertig sind (weibliche äußere Genitalien); sie haben meist eine Beziehung zur Ablage der Eier.

Zuweilen *(Vertebraten)* sind bei dem einen Geschlechte Rudimente des ausführenden Genitalapparates des anderen Geschlechtes zu finden (Fig. 158, 159), so beim Männchen Rudimente des weiblichen, beim Weibchen solche des männlichen Ausleitungsapparates, Verhältnisse, die jedoch nicht notwendigerweise aus ursprünglich vorhandenem Hermaphroditismus zu erklären sind.

Im Genitalapparat hermaphroditischer Formen sind entweder männlicher und weiblicher Teil getrennt oder beide zu einem einheitlichen Zwitterapparat vereinigt. Ersteres findet sich z. B. bei *Platyhelminthen, Hirudineen, Oligochaeten, Cirripedien, Tunicaten,* letzteres bei *Gastropoden, Synapta.*

Der zwitterige Genitalapparat eines Platyhelminthen (Fig. 163) erweist sich als Beispiel für den ersteren Fall, zugleich mit einigen weiteren Eigentümlichkeiten. Die männlichen Genitalorgane bestehen aus paarigen Hoden, deren Vasa deferentia sich in einer Vesicula seminalis vereinigen und an einem Penis münden. Der weibliche Teil zeigt paarige Ovarien, die in einem als Vagina fungierenden Gang sich öffnen. An letzterem münden noch ein Receptaculum seminis sowie zwei sog. *Dotterstöcke,* welche Reservestoffe-hältige Zellen, die dem Ei bei der Ablage apponiert werden und dem sich entwickelnden Embryo als Nahrung dienen, außerdem Material für die Eischalen liefern. Die Dotterstöcke sind als differenzierte Teile des Ovariums anzusehen, das hier auch als *Keimstock* bezeichnet wird. Die Dotterzellen des Dotterstockes sind somit Abortiveier. Weiblicher und männlicher Genitalapparat münden durch ein gemeinsames Atrium nach außen; in dieses öffnet sich gesondert noch ein Sack zur Aufnahme der abgelegten Eier (Uterus).

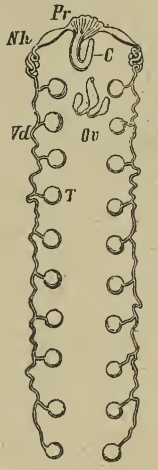


Fig. 164.
Geschlechtsapparat des Blutegels.
T Hoden, *Vd* Vas deferens, *Nh* Vesicula seminalis, *Pr* Prostata, *C* Cirrus, *Ov* Ovarien nebst Scheide und weiblicher Genitalöffnung.

Der hermaphroditische Genitalapparat von *Hirudineen, Oligochaeten,* den meisten *Polycladen, Cirripedien* zeigt den Unterschied, daß der weibliche und männliche Teil gesonderte Ausmündungen besitzen (Fig. 164).

Einen einheitlichen Zwitterapparat besitzen die Gastropoden (Fig. 165), bei denen eine Zwitterdrüse, in welcher Eier und Samen nebeneinander entstehen, und ein Zwittergang zur Ausleitung beider Geschlechtsprodukte mit Receptaculum seminis und Uterus vorhanden ist. Eine teilweise Trennung des Ausführungsganges tritt bei *Pulmonaten* ein. Bei *Helix* (Fig. 166) ist eine Zwitterdrüse vorhanden. Sie geht in einen Zwittergang über, dessen breite Fortsetzung in unvollkommener Weise durch Ausbildung einer vorspringenden Falte in zwei Halbkanäle getrennt ist, von denen der breitere, mit wulstförmigen Erweiterungen versehene als Eier-

gang, der schmälere drüsige als Samengang funktioniert. An der Grenze zwischen Zwittergang und dem geteilten Gange liegt die Einmündung der Eiweißdrüse. Gegen die Genitalöffnung zu sind beide Gänge vollkommen getrennt. Am Ovidukte münden ein langgestieltes Receptaculum seminis sowie ein muskulöser Sack (Liebespfeilsack), in dessen Innerem ein kalkiges Gebilde (Liebespfeil), ein Reizorgan bei der Begattung, abgeschieden wird, und fingerförmige Anhangsdrüsen. Der erweiterte Endteil des Oviductes fungiert als Vagina. Das längere und schmälere Vas deferens geht in einen durch einen Retractor einstülpbaren Penis über, an dessen Innenende ein langer fadenförmiger Drüsenanhang *(Flagellum)*, der die Hülle zur Bildung der Spermatophoren liefert, sich findet. Beiderlei Ausführungsgänge münden durch eine gemeinsame Öffnung aus.

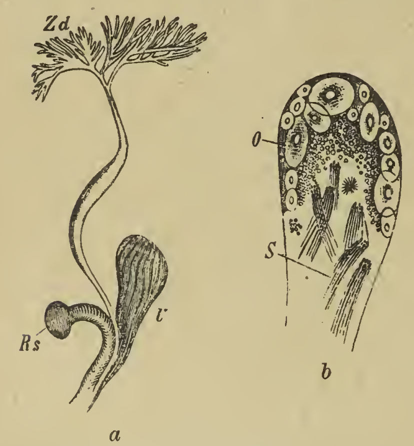


Fig. 165. Geschlechtsorgan von *Cymbulia* (Pteropode) (nach Gegenbaur). *a Zd* Zwitterdrüse mit gemeinsamem Ausführungsgang, *Rs* Samenbehälter, *U* Eierbehälter. — *b* Ein Acinus der Zwitterdrüse. *O* Eier, *S* Spermienbündel.

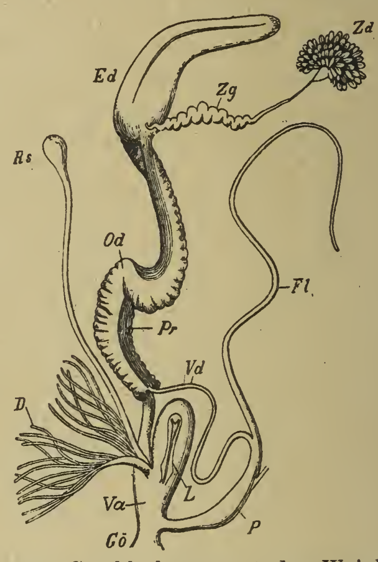


Fig. 166. Geschlechtsapparat der Weinbergschnecke *(Helix pomatia)* (nach Paasch, verändert). *Zd* Zwitterdrüse, *Zg* Zwittergang, *Ed* Eiweißdrüse, *Od* Eiergang, *Pr* Samenrinne, *Vd* Samenleiter, *P* vorstülpbarer Penis, *Fl* Flagellum, *Rs* Receptaculum seminis, *L* Pfeilsack mit Liebespfeil, *D* fingerförmige Drüsen, *Va* Vagina, *Gö* gemeinsame Genitalöffnung.

Sog. Pseudovarien. Als solche oder auch als Keimstöcke wurden die Genitalorgane der parthenogenesierenden, sog. agamen, Weibchen bezeichnet. Der Bau derselben ist mit einigen Ausnahmen der gleiche wie bei den Ovarien. Eine solche Ausnahme bildet der Genitalapparat der parthenogenetischen *Aphiden*, an dem das Receptaculum seminis im Zusammenhange mit dem Ausfalle der Begattung fehlt. Bei Parthenogenese im Larvenzustande hat der Genitalapparat einen entsprechend einfacheren Bau und besteht bloß aus der Keimdrüse, deren Produkte einfach in die Leibeshöhle gelangen, wo die Embryonalentwicklung durchlaufen wird *(Trematoden-*Ammen, *Heteropeza [Miastor].)*

Geschlechtsdimorphismus (sekundäre Geschlechtscharaktere).

Bei Trennung der Geschlechter sind Männchen und Weibchen außer durch die Verschiedenheit der Keimdrüsen und besondere Bildungen im Anschlusse an die Genitalöffnung häufig in zahlreichen anderen Eigentümlichkeiten ihres Körpers unterschieden. Diese Eigentümlichkeiten, die *sekundären Geschlechtscharaktere*, bedingen den Geschlechtsdimorphismus. Der Dimorphismus beider Geschlechter ist Folge von Arbeitsteilung. Die Aufgaben des Männchens beziehen sich auf die Aufsuchung, Anregung und Bewältigung des Weibchens zur Begattung, der Erkämpfung der Weibchen sowie der teidigung der Nachkommenschaft, daher im Durchschnitte die größere Kraft und Beweglichkeit des Körpers, die höhere Entwicklung der Sinne, der Besitz verschiedener Waffen, wie Hörner, Geweihe, von mancherlei Reizmitteln, als lebhaftere und schönere Färbung, lautere und reichere Stimme, endlich von Haft- und Klammerwerkzeugen. Das bei vorhandener Begattung den Samen aufnehmende Weibchen verhält sich in der Regel mehr passiv als der Teil, welcher das Bildungsmaterial der Nachkommenschaft in sich birgt und demgemäß Sorge trägt für die Eier und die ins Leben getretene Brut. Damit im Zusammenhange stehen der durchschnittlich schwerfälligere Körper des Weibchens sowie die verschiedenen Einrichtungen an demselben zum Schutze und zur Ernährung der Nachkommenschaft. Das Vorkommen von Brutpflege im männlichen Geschlechte ist als Ausnahme zu betrachten, wie bei *Pantopoden*, bei der Geburtshelferkröte *(Alytes obstetricans)*, bei denen das Männchen den Laich an den Beinen trägt, und den *Syngnathiden (Syngnathus, Hippocampus)*, deren Männchen eine besondere Bruttasche zur Aufnahme der Eier besitzt. Auch beteiligen sich die Männchen der Vögel oft neben dem Weibchen am Nestbau sowie an dem Auffüttern und Beschützen der Jungen. Daß Bruträume oder Nester lediglich

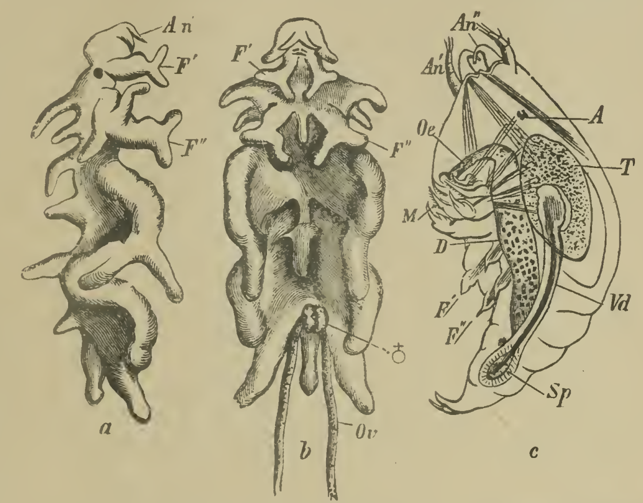


Fig. 167. Die beiden Geschlechtstiere von *Chondracanthus gibbosus*.

a Weibchen in seitlicher Lage, *b* von der Bauchseite mit anhaftendem Männchen ♂ $^{6}/_{1}$. *c* Männchen, stark vergr. (nach Claus). *An'* vordere Antennen, *An''* Klammerantennen, *F'*, *F''* die beiden Fußpaare, *A* Auge, *Ov* Eierschläuche, *M* Mundteile, *Oe* Oesophagus, *D* Darm, *T* Hoden, *Vd* Samenleiter, *Sp* Spermatophore im Spermatophorensack.

vom männlichen Tiere hergestellt werden, wie unter den Fischen beim Stichling *(Gasterosteus)* und bei einzelnen Vögeln *(Coturnix-* und *Phalaropus*-Arten sowie bei *Rostratula [Rhynchaea] capensis* und *australis)*, der Schutz und die Verteidigung der Brut ausschließlich dem Männchen zufällt *(Cottus)*, ist wiederum eine seltene Ausnahme.

Im Extrem kann der Geschlechtsdimorphismus zu einer derartigen Divergenz beider Geschlechtstiere führen, daß man dieselben ohne Kenntnis ihrer Entwicklung und sexuellen Beziehungen in verschiedene Gattungen und Familien stellen würde. Solche Extreme finden sich bei *Rotatorien, Bonellia, Cirrivedien* sowie parasitischen *Copepoden* (Fig. 167) und *Isopoden.*

Bei Vorhandensein von Geschlechtsdimorphismus ist es gewöhnlich das Männchen, das stärker variiert, während das Weibchen eine ursprünglichere Entwicklungsstufe zeigt, infolgedessen auch eine größere Übereinstimmung des Weibchens mit der Jugendform besteht. In manchen Fällen dagegen, wie bei parasitischen Krebsen, hat das Männchen den ursprünglicheren Formtypus bewahrt, während das parasitierende weibliche Tier weitergehend umgestaltet ist.

Die Verschiedenheit der beiden die Art repräsentierenden und erhaltenden Individuengruppen, deren Begattung und gegenseitige Einwirkung man lange Zeit kannte, bevor man sich über das Wesen der Fortpflanzung Rechenschaft zu geben imstande war, hat zur Bezeichnung *„Geschlechter“* geführt, der wiederum die Bezeichnung *geschlechtlich* für die Organe und die Art der Fortpflanzung entlehnt wurde.

Bildung und Reifung der Genitalprodukte.

Eibildung und Eireifung (Oogenese).

In den Ovarien gehen die Eier (Eimutterzellen, *Oocyten*) aus einem Keimlager von Ureizellen *(Oogonien)* hervor, das entweder als Epithel (Keimepithel) oder als eine von zahlreichen Kernen durchsetzte Plasmamasse erscheint, in welcher Zellgrenzen nicht nachweisbar sind (Fig. 168, 169). In beiden Fällen wächst die Eizelle von geringer Größe zu ansehnlichem Umfange heran, wobei vornehmlich das Protoplasma zunimmt und Reservestoffe in sich aufspeichert, die als Stoffwechselprodukte der Eizelle, seltener von benachbarten Zellen in die Eizelle abgelagert werden.

Die Eibildung (Oogenese) vollzieht sich in verschiedener Weise.

Im einfachsten Falle wird eine Zelle des Keimlagers ohne die Mitwirkung anderer Zellen zur Eizelle. Diese löst sich nach Erlangung einer gewissen Größe oder auch noch sehr klein vom Keimepithel bezw. Keimlager ab und vollendet sodann frei im Lumen des Ovariums ihr Wachstum. In anderen Fällen dagegen bleibt die Eizelle bis zur vollen Ausbildung mit dem Keimlager durch einen Stiel in Verbindung *(Lamellibranchier).* Eine

Modifikation dieser Eibildung weisen die *Nematoden* auf, bei denen die Eier durch einen gemeinsamen Strang *(Rhachis)* mit dem Keimlager bis zur Reife verbunden bleiben, der axial gelegen im Umkreise die Eizellen trägt (Fig. 170).

Verbreiterter ist die Eibildung, bei der sich eine Anzahl von weiteren Zellen an der Ausbildung der Eizelle beteiligt. Solche Zellen sind 1. die Follikelzellen, 2. die Einährzellen, 3. die Dotterzellen der *Platyhelminthen.* In den Einährzellen und Dotterzellen handelt es sich um abortive Eizellen, somit dem Ei homologe Zellen, während die Follikelzellen aus Körperzellen hervorgegangen sind.

Die Follikelzellen umschließen epithelartig die Eizelle, um welche auf diese Weise ein Säckchen (Follikel) gebildet wird; es kommt denselben

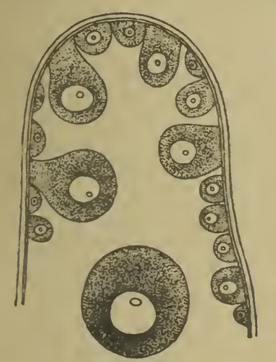


Fig. 168. Blindes Ende eines Ovarialschlauches von *Astropecten aurantiacus* (nach H. Ludwig).

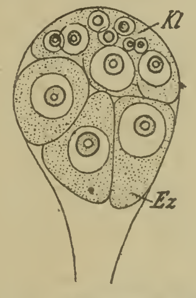


Fig. 169. Keimstock eines Strudelwurmes *(Acrorhynchus [Prostomum] caledonicus)* (nach Ed. van Beneden). *Kl* Keimlager, *Ez* von demselben abgelöste reife Eier.



Fig. 170. Rhachis mit anhängenden Eiern von *Ascaris canis (mystax)* (nach R. Leuckart).

eine Bedeutung für die Ernährung der Eizelle zu (Fig. 171). Zuweilen liefern sie eine Hülle, die dann als *Chorion* bezeichnet wird.

Die Einährzellen sind dem Ei angelagerte große Zellen, die während der Ausbildung der Eizelle zugunsten letzterer eine Resorption erfahren oder direkt von der Eizelle inkorporiert werden.

Follikelbildung findet sich bei dotterreichen Eiern, so bei *Cephalopoden,* beim *Skorpion* und *Flußkrebs,* ferner im Ovarium der *Insekten,* hier mit der Eigentümlichkeit, daß die Follikel hintereinander in einer Reihe in je einer Eiröhre des Ovariums gelegen sind, dessen Zerteilung in Eiröhren damit zusammenhängt. Die Eizellen der Insekten sind entweder bloß von einem Follikelepithel umschlossen und können zuweilen auch durch einen Plasmastrang mit dem Keimlager, das hier zugleich als terminale Dotterkammer fungiert, in Verbindung bleiben *(Hemipteren)* (Fig. 171 *b*). In anderen Fällen (*Lepidopteren* etc.) ist jedem Ei noch eine Anzahl Einährzellen beigegeben (Fig. 171 *a*). Die Zahl dieser kann die Einzahl *(Forficula),* aber auch eine sehr große (bis 50) sein, wobei die Einährzellen eine besondere, jedem Ei folgende Kammer der Eiröhre einnehmen können (Biene). Das Follikelepithel liefert bei den Insekten ein Chorion.

Follikelbildung weist ferner das Ovarium von *Apus* auf (Fig. 172), jeder Follikel wird aber hier bloß von der bindegewebigen Ovarialhülle gebildet und enthält außer der Eizelle drei Einährzellen, jedoch kein Follikelepithel. Endlich findet sich auch im Ovarium der Vertebraten Follikelbildung vor (Fig. 173). Eine besondere Ausbildung zeigt der ursprünglich kleine, später sich ansehnlich vergrößernde Follikel der Säugetiere (Fig. 174). In demselben tritt eine Flüssigkeitsansammlung *(Liquor folliculi)* auf, welche die stark vermehrten zahlreichen Follikelzellen gegen die Wand drängt. Das kleine Ei liegt in einer Erhöhung dieses Epithels *(Discus proligerus)*, welches um das Ei eine gestreifte Hülle *(Zona pellucida)* liefert, die als Chorion aufzufassen ist. Der bläschenförmige Eifollikel der Säugetiere ist als Graafscher Follikel bekannt.

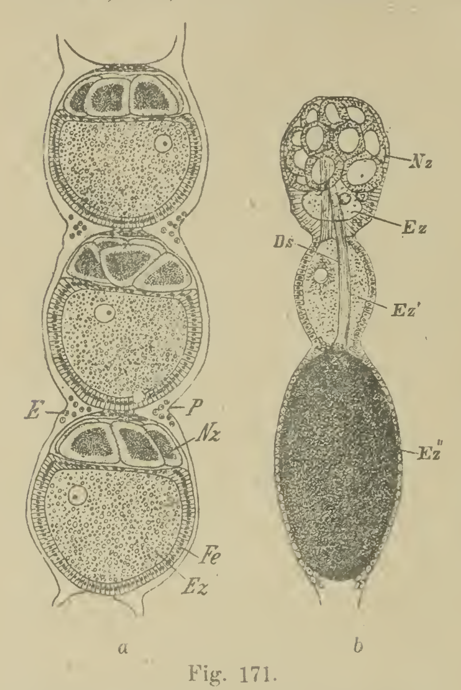


Fig. 171.

a Stück einer Eiröhre eines Schmetterlings *(Stilpnotia salicis)* (Original) *Ez* Eizelle, *Fe* Follikelepithel, *Nz* Nährzellen, *P* Bindegewebshülle, *E* Zellen zwischen Bindegewebshülle und Eiröhre. — *b* Eiröhre von *Drepanosiphum (Aphis) platanoides* mit drei Eifächern *(Ez—Ez'')* und terminaler Nährkammer, *Nz* Nährzellen letzterer, *Ds* Dotterstränge (nach Claus).

Zuweilen werden sog. freie Follikel gebildet, so bei *Piscicola.* Die Keimzelle produziert nach ihrer Ablösung vom Keimepithel eine zellige Hülle, die einen Follikel bildet, in dem die Eizelle und weitere Abkömmlinge derselben als Nährzellen eingeschlossen liegen. Hier schließen sich die von den Follikeln des *Apus*-Ovariums abzuleitenden Eizellgruppen der *Daphniden* an. Vom Keimlager lösen sich bei den Daphniden Gruppen von je vier Zellen ab, von denen bloß die dritte Zelle (vom Keimlager aus gerechnet) zur Eizelle wird, die drei übrigen als Einährzellen resorbiert werden (Fig. 146). Bei den *Ascidien,* deren Embryonen sich außerhalb des mütterlichen Körpers entwickeln, gelangen die Eier sogar mit ihrem Follikel zur Ablage, dessen papillenartig auswachsende Zellen einen Schwebeapparat bilden (Fig. 175).

Den Einährzellen des Ovariums sind die bei *Platyhelminthen* vorkommenden Dotterzellen anzuschließen, die in einem besonderen Teile des Ovariums, dem Dotterstocke, gebildet werden. Sie finden als dem Ei bei der Ablage apponierte Zellen (Fig. 176) während der Embryonalentwicklung Verwendung.

Außer der *primären* Eihülle, der von der Eizelle selbst produzierten Dottermembran *(Membrana vitellina)* (vgl. p. 127) werden die Eizellen

fast immer von weiteren Hüllen umgeben, die, wenn von Zellen des Ovariums geliefert, als *secundäre* Eihüllen, wenn sie von den Zellen der Ausführungsgänge herstammen, als *tertiäre* Eihüllen bezeichnet werden. Zu den secundären Eihüllen gehört das *Chorion*, zu den tertiären die Eiweißhüllen und Eischalen.

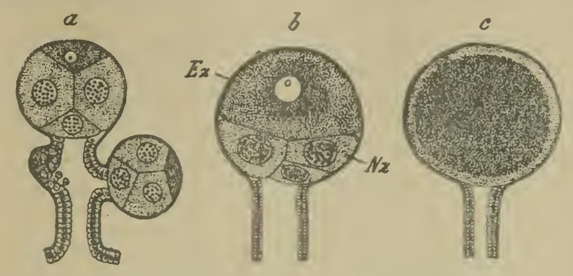


Fig. 172. Eibildung von *Apus cancriformis* (nach H. Ludwig).

a Die jüngsten Stadien der Eifollikel. — *b* Späteres Stadium. *Ez* Eizelle, *Nz* Nährzellen. — *c* Reifes Ei im Follikel, die drei Nährzellen sind geschwunden.

Bei der Ablage können mehrere Eier in eine gemeinsame feste oder aus Fäden gewebte Kapsel eingeschlossen werden, die als *Ei-Kokon* bezeichnet wird *(Oligochaeten, Hirudineen, Spinnen, Orthopteren, Schnecken).*

Das herangewachsene Ei (Oocyte) erfährt nach der Abstoßung aus dem Ovarium eine Veränderung, welche als Ausstoßung der Richtungskörper oder Eireifung bekannt ist. Dieser Prozeß erfolgt unabhängig von der Befruchtung, nur selten *(Nematoden)* nach dem Eindringen des Spermiums in das Ei.



Fig. 173. Schnitt durch den Eierstock eines neugeborenen Kindes (nach Waldeyer).

a Keimepithel, *b* Anlage eines Ovarialschlauches (Pflügerschen Schlauches), *c* Eier im Epithel, *d* langer, in Follikelbildung begriffener Ovarialschlauch, *e* Eiballen in Zerlegung zu Follikeln begriffen, *f* isolierte junge Follikel, *g* Gefäße.

Wie die Untersuchungen von Bütschli, O. Hertwig, Fol, Ed. van Beneden, Boveri u. a. an den Eiern von Echinodermen und Würmern dargelegt haben, verliert das Keimbläschen die bläschenförmige Gestalt und nimmt die Form der Kernspindel mit Polstrahlungen an den beiden Enden an (Fig. 178). Die Spindel rückt an den animalen Pol des Eies und stellt sich senkrecht zur Oberfläche des Eies ein. An dieser Stelle tritt nun das Protoplasma in Form eines kleinen Hügels hervor, in welchen die eine Hälfte der Spindel hineinrückt. Der Hügel schnürt sich als kugeliges Körperchen ab und stellt den ersten *Richtungskörper (Polzelle)* vor. Dieser als Zellknospung aufzufassende Vorgang wiederholt sich ein zweites Mal, wobei im besonderen zu bemerken ist, daß zwischen erster und zweiter Teilung der Eikern nicht in den Ruhezustand eintritt, sondern sofort in die zweite Spindel übergeht. Nach Abtrennung

des zweiten Richtungskörpers nimmt der im Ei verbleibende Rest der Spindel die Form des ruhenden Kernes an, rückt tiefer und die Strahlung

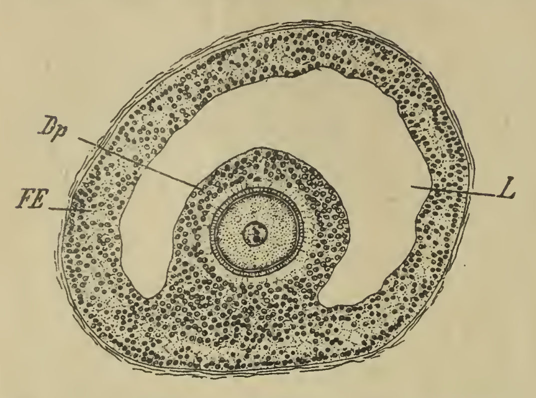


Fig. 174. Graafscher Follikel der Katze (Original).
FE Follikelepithel, *L* Liquor folliculi, *Dp* Discus proligerus, die Eizelle enthaltend, die von der Zona pellucida umgeben ist.

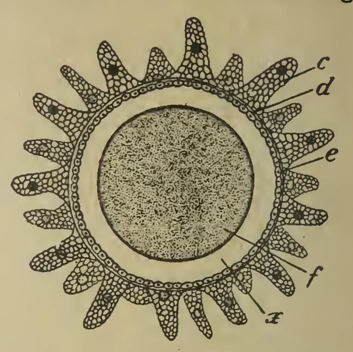


Fig. 175. Reifes Ei aus dem Ovidukt von *Ciona intestinalis* (nach Kupffer).
c papillenförmig erhobene Follikelzellen, *d* Chorion, *e* vom Follikelepithel stammende sog. Testazellen, *f* Eizelle, *x* Gallertsubstanz.

verschwindet. Der im Ei verbleibende Rest des Keimbläschens wird als *weiblicher Vorkern* (Eikern) bezeichnet. Die beiden Richtungskörper gehen zugrunde.

Es werden *zwei* Richtungskörper oder Polzellen gebildet, von denen der erste sich zuweilen nachträglich

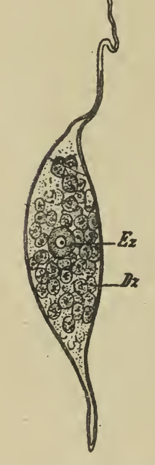


Fig. 176. Fertiges Ei von *Axine belones* (nach L. Lorenz).
Ez Eizelle, *Dz* Dotterzellen, alle in einer Schale mit oberem Deckelstück.

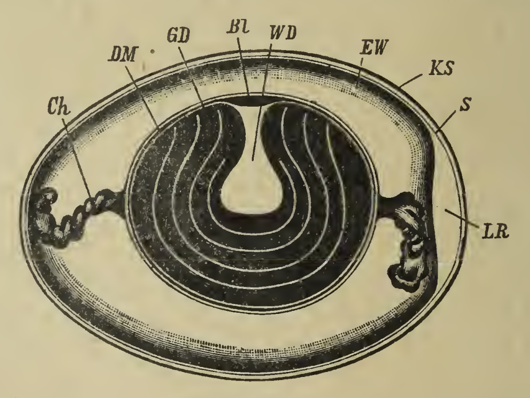


Fig. 177. Schematischer Längsschnitt durch ein unbebrütetes Hühnerei (nach Allen Thomson-Balfour).
Bl Keimscheibe (sog. Narbe, Hahnentritt, Cicatricula), *GD* gelber Dotter, *WD* weißer Dotter, *DM* Dottermembran, *EW* Eiweiß, *Ch* Chalazen oder Hagelschnüre, aus sehr dichtem, zusammengedrehtem Eiweiß bestehende Stränge, die von der innersten dichten Eiweißschichte ausgehen, *S* Schalenhaut, *KS* Kalkschale, *LR* Luftkammer.

nochmals teilt. Bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern wird bloß *ein* Richtungskörper abgeschnürt, die Bildung des zweiten unterbleibt. Die Richtungskörper sind abortive Eizellen.

Das Verhalten des Chromatins erfordert besondere Berücksichtigung (Fig. 179). Vor Eintritt der Reifeteilungen zieht sich das Chromatin des

Keimbläschens in Form eines Fadenknäuels zunächst dem Kernpole zusammen, der dem Centriol zu gelegen ist. Dieses Stadium wird als *Synapsis*stadium bezeichnet. In dem Fadenknäuel treten später die Chromosomen hervor, die als Doppelfäden erscheinen. Bald darauf zeigt sich das Chromatin in vierteiligen Bündeln, den sog. *Vierergruppen* oder *Tetraden,* angeordnet, wobei die Anzahl dieser Vierergruppen oder Tetraden der halben Anzahl der Chromosomen in den Kernen der Körperzellen des betreffenden Tieres entspricht. Sind beispielsweise in den Kernen der Körperzellen vier Chromosomen vorhanden, so finden sich im reifenden Keimbläschen des Eies zwei Vierergruppen vor. Die Vierergruppen kommen durch Konjugation je zweier längsgespaltener *Chromosomen* während der Synapsis zustande und es ist die Annahme berechtigt, daß, da, wie der Befruchtungsvorgang zeigt, die Zahl der Chromosomen in dem Kern der Körperzellen zur Hälfte von Eikern, zur anderen Hälfte vom Spermakern herstammt, je ein väterliches und mütterliches solches Doppelchromosom sich vereinigen *(Konjugation* oder *Syndese der Chromosomen).* Eine Reihe von Erfahrungen, wie verschiedene Form und Größe der Chromosomen in einem Kern, hat noch weiter zu der Anschauung geführt, daß die Chromosomen des Eikernes und die des Samenkernes unter sich nicht alle gleichwertig sind, und daß jedem Chromosom des Eikernes ein bestimmtes Chromosom des Spermakernes homolog ist (Montgomery, Sutton, Boveri); bei der Konjugation der Chromosomen paaren sich nun nicht zwei beliebige, sondern immer die homologen Chromosomen. Bei der Bildung des ersten Richtungskörpers wird die halbe Anzahl dieser Stücke (somit im genannten Falle vier) ausgestoßen, bei der sofort erfolgenden zweiten Richtungskörperbildung, da nunmehr bloß vier Schleifenstücke vorhanden sind, abermals die Hälfte (somit zwei). Es verbleiben im weiblichen Vorkern daher nur

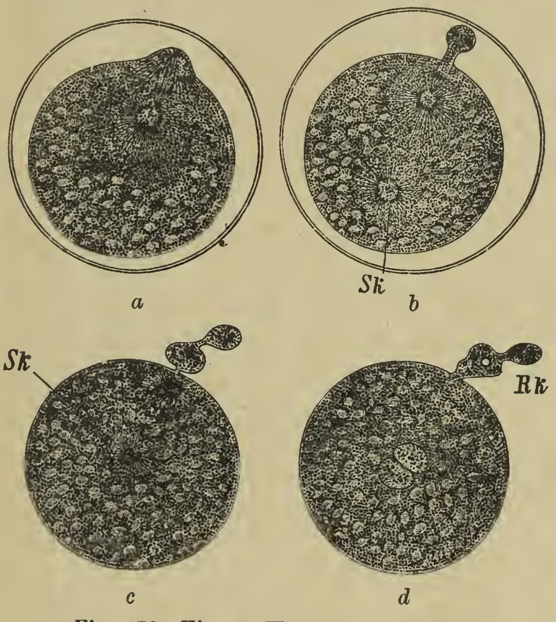


Fig. 178. Ei von *Herpobdella (Nephelis)* (nach O. Hertwig).

a das Ei eine halbe Stunde nach der Ablage. Keimbläschen im Spindelstadium. Das Protoplasma wölbt sich hügelförmig vor zur Bildung des ersten Richtungskörpers. — *b* Dasselbe eine Stunde später mit sich abschnürendem Richtungskörper und Strahlensystem des eingetretenen Spermiums *Sk.* — *c* Dasselbe ohne Eihülle abermals eine Stunde später mit abgeschnürtem zweiten Richtungskörper und mit Spermakern *Sk.* — *d* Dasselbe wieder um eine Stunde später mit zusammengetretenen Eikern und Spermakern. *Rk* Richtungskörper.

zwei Chromosomen. Die Herabsetzung der vollen *(diploiden)* Chromosomenzahl bei der Reifung der Genitalzellen auf die halbe *(haploide)* Zahl, wobei eine Längsspaltung der Chromosomen unterbleibt, wird als *Reduktionsteilung* bezeichnet. Nach Bildung der Polzellen ist das Ei zur Befruchtung reif.

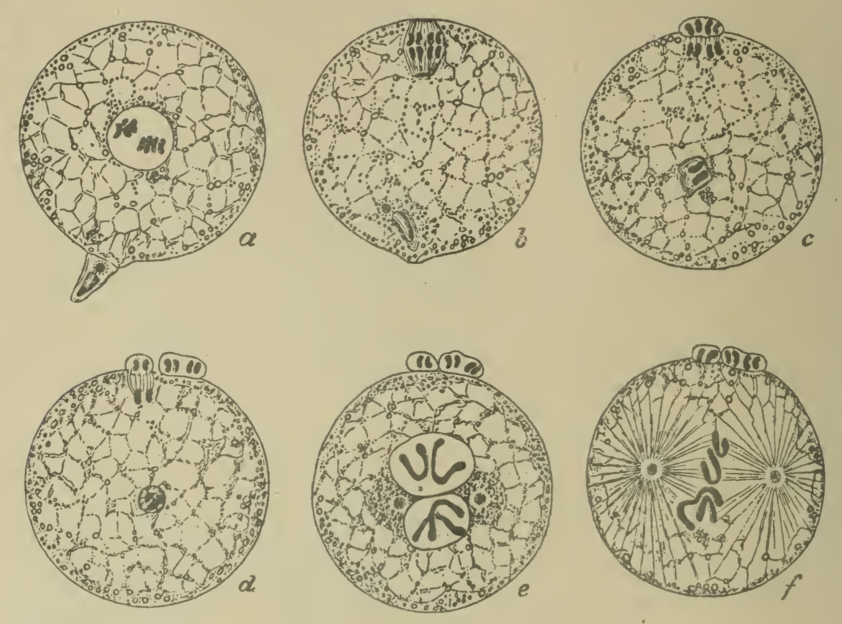


Fig. 179. Schema der Eireifung und Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala bivalens* (nach O. Hertwig).

a Ei mit Keimbläschen und einem oberflächlich aufsitzenden Spermium; *b* Bildung der ersten Richtungskörperspindel, das Spermium innerhalb des Eiplasmas; *c* erster Richtungskörper gebildet; *d* Abschnüren des zweiten Richtungskörpers, das Spermium ist in die Mitte des Eies gerückt; *e* Eikern und Samenkern vor der Vereinigung mit je 2 Chromosomen; *f* erste Teilungsspindel des conjugierten Kernes (Synkaryon).

Samenbildung (Spermiogenese) und Samenreifung.

Im Hoden ist in gleicher Weise wie im Ovarium ein Keimlager von Ursamenzellen *(Spermatogonien)* vorhanden (Fig. 180), von denen die Samenmutterzellen *(Spermatocyten)* geliefert werden. Letztere bleiben bei *Ascaris* infolge unvollständiger Teilung durch einen Rhachisstrang einige Zeit in Verbindung. In ähnlicher Weise verhält sich der sog. *Cytophor* einiger Würmer, durch welchen eine Anzahl von Spermatogonien bis zur Ausbildung der Spermien in einer kugelförmigen Gruppe verbunden bleiben (Fig. 181). Die Spermatocyten sind gleichwertig den Ovocyten (Eimutterzellen), d. h. den Eiern vor Ausstoßung der Richtungskörper. Wie in den Ovocyten werden auch in den Spermatocyten Reservestoffe (Dotter) aufgespeichert, die während der Ausbildung der Spermien verbraucht werden. Im Hoden vieler Tiere *(Vertebraten, Mollusken, Insekten, Anneliden, Crustaceen)* treten auch besondere Nährzellen *(Samennährzellen)* auf.

Diese bleiben entweder epithelartig an der Innenwand des Hodens angeordnet oder umfassen follikelartig die Spermatozoenbündel; zuweilen finden sie sich frei im Hodenlumen. Die Nährzellen des Hodens entsprechen zum Teil den Einährzellen, in anderen Fällen dürften sie den Follikelzellen des Ovariums entsprechend auf Körperzellen zurückzuführen sein.

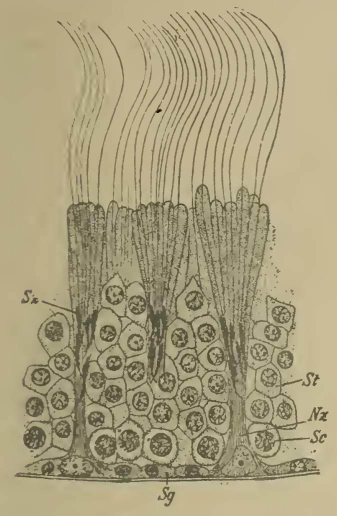


Fig. 180. Schnitt durch die Wand des Hodens der Ratte (nach Lenhossék).

Sg Spermatogonien, *Sc* Spermatocyten, *St* Spermatiden, *Sz* Spermien, in Verbindung mit den Nährzellen (Fußzellen) *Nz*.

Gleich der Eizelle bei ihrem Reifungsprozesse findet sich ein Synapsiszustand und Tetradenbildung. Es erfahren darauf die Samenmutterzellen zwei unmittelbar aufeinander folgende mitotische Reifungsteilungen ohne Zwischentreten eines Ruhestadiums des Kernes (Fig. 182). Zum Unterschiede von der Polkörperbildung der Eizelle liefern die Reifungsteilungen der Spermatocyten vier gleich große Samenzellen *(Spermatiden)*, welche sodann die histologische Umwandlung in die charakteristische Form der *Spermien* erfahren. Die Reduktion der Chromosomen (Reduktionsteilung) vollzieht sich in gleicher Weise wie bei der Eireifung, so daß der Kern des Spermiums (Spermakern, ı [illegible]icher Vorkern) auch nur die haploide Zahl von Chromosomen besitzt.

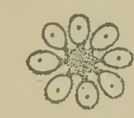
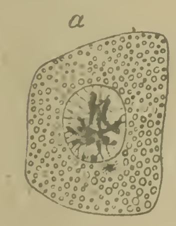
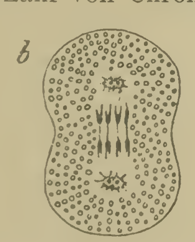
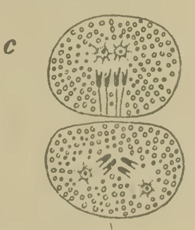


Fig. 181.
Eine Gruppe von Samenbildungszellen von *Haemopis sanguisuga* durch eine zentrale Protoplasmamasse (sog. Cytophor) vereinigt (Original).







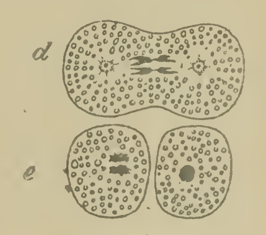


Fig 182. Schema für die Samenreifung bei *Ascaris megalocephala bivalens* (nach O. Hertwig).

a Samenmutterzelle (Spermatocyte) vor der Reifeteilung; *b* erste Reifeteilung, *c* dieselbe beendet; *d*, *e* zweite Reifeteilung, bei *e* beendet; von den so entstandenen Spermatiden zeigt die rechte die beiden Chromosomen zu einer kugeligen Masse vereinigt.

Aus der Übereinstimmung zwischen Eireifung und den Reifungsteilungen der Spermatocyte folgt die Homologie zwischen Spermium und reifem Ei. Die Ovocyte liefert vier Produkte, das reife Ei und drei Abortiveier (Richtungskörper), falls Teilung des ersten Richtungskörpers eintritt, jede Spermatocyte vier Spermien. Es besitzen auch beiderlei *reife* Genital-

zellen nur die halbe (haploide) Zahl von Chromosomen im Vergleiche mit den Somazellen und Urgenitalzellen, deren Kerne die volle (diploide) Chromosomenzahl aufweisen.

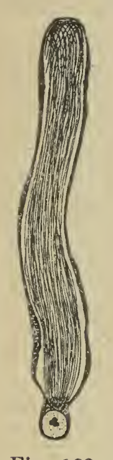


Fig. 183. Spermatocyste einer Fliege *(Oxypterum pallidum)* (Original).

Die Spermatiden vieler Tiere *(Vertebraten, Mollusken, Anneliden, Insekten)* befinden sich während ihrer histologischen Umbildung zu Spermien in inniger Verbindung mit den hier vorhandenen Nährzellen. Bei epithelialer Anordnung der Nährzellen *(Mollusken, Reptilien, Vögel, Säuger)* tauchen sie in einem Bündel, mit den Köpfen gegen den Kern der Nährzelle gerichtet, in diese ein (Fig. 180), bei den frei im Lumen flottierenden Nährzellen einiger *Anneliden* und *Mollusken* hängen sie allseitig den letzteren an. Bei *Insekten, Amphibien, Fischen* umfassen die Nährzellen follikelartig das Spermienbündel (sog. *Spermatocyste*) (Fig. 183). In anderen Fällen zerfallen einfach Samennährzellen im Lumen des Hodens zwischen den Spermien als Nahrung der letzteren und werden resorbiert.

In den Leitungswegen werden dem Samen (Sperma) meist Sekrete beigemischt, welche ein Menstrum oder auch Hüllen für die Spermien bilden. Sind die Hüllen fest, so erscheint der Samen in zuweilen mit Austreibeapparat ausgestatteten Kapseln *(Spermatophoren)* eingeschlossen Fig. 167 *c*) und wird in ihnen an den weiblichen Körper gebracht *(Oligochaeten, Rhynchobdelliden, Herpobdelliden, Copepoden, Dekapoden, Insekten, Lungenschnecken, Cephalopoden,* einige *urodele Amphibien).*

Begegnung der Geschlechtsstoffe. Befruchtung. Kopulation.

Beiderlei Geschlechtsstoffe werden bei zahlreichen niederen Tieren, die im Wasser leben, in das Wasser entleert, wo sie sich begegnen. Zuweilen *(Spongiarien, Lamellibranchiaten)* wird bloß das Sperma in das Wasser entleert und es findet die Begegnung der Geschlechtszellen innerhalb des weiblichen Körpers statt. Viele freibewegliche Tiere, wie *Echinodermen,* Knochenfische, deren Genitalstoffe gleichfalls einfach in das Wasser abgestoßen werden, sammeln sich zur Zeit der Fortpflanzung und es erfolgt die Ausstoßung der Genitalprodukte auf einen gegenseitig ausgeübten Reiz. Dieses Verhältnis führt zur äußeren Begattung über.

Bei den höheren Tieren findet ein Begattungsvorgang statt, indem ein männliches und weibliches Individuum sich behufs Ausstoßung der Genitalprodukte vereinigen. Die Begattung bleibt entweder nur eine *äußere* Vereinigung beider Geschlechter (Frösche, einige Krebse), oder es ist die Begattung eine *innere,* wobei das Sperma vom Männchen direkt in den weiblichen Körper eingeführt wird (so bei allen landbewohnenden

Formen, *Gastropoden, Insekten, Salamandra, Reptilien, Vögeln, Säugern,* ferner einer Anzahl von Wasserbewohnern, wie *Haien, Gastropoden* und bei *Parasiten*).

Die Weibchen werden, im Falle Eier abgesetzt werden, als *ovipar,* falls lebendige Junge geboren werden, als *vivipar* bezeichnet. *Ovovivipar* nennt man die Weibchen dann, wenn die noch von den Eihüllen umschlossene Brut sofort nach der Ablage ausschlüpft.

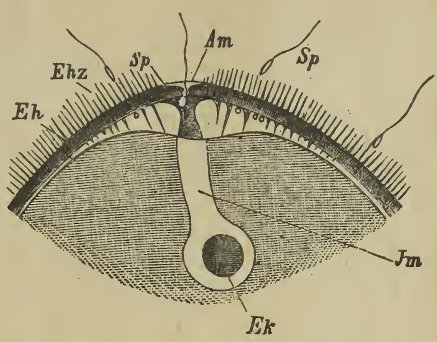


Fig. 184. Oberer Abschnitt des Eies von *Petromyzon* (nach Calberla).

Am Mikropyle, *Sp* Spermien, *Jm* Spermagang, *Ek* Eikern, *Eh* Eihaut, *Ehz* Rauhigkeiten derselben.

Die *Befruchtung*[1]) ist die Kopulation einer gereiften Eizelle und einer Samenzelle (Spermium). Das Spermium dringt bei Vorhandensein eines beweglichen Schwanzfadens mit Hilfe der Schwingungen des letzteren (bei dekapoden Crustaceen zufolge Explosion der Chitinkapsel) in die Eizelle ein (Fig. 184). Weichere Eihüllen werden durchbohrt; wenn festere Hüllen vorhanden sind, finden sich in ihnen eine oder mehrere präformierte Öffnungen *(Mikropylen).*

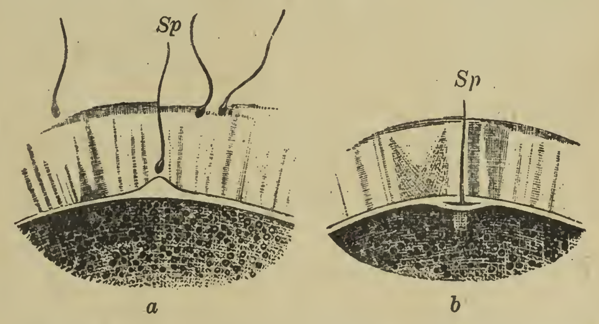


Fig. 185. Abschnitte des Eies von *Asterias glacialis* mit Spermien *Sp,* welche in die Hüllzone eindringen (nach Fol).

Über die näheren Vorgänge beim Befruchtungsakte haben die Untersuchungen von Bütschli, O. Hertwig, Fol, Ed. van Beneden, Boveri u. a. Aufschluß gebracht; es erwiesen sich insbesondere die Eier von Echinodermen und *Ascaris megalocephala* zum Studium dieser Vorgänge geeignet.

[1]) Vgl. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien. Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges. X. Frankfurt a. M. 1875. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrb. 1875—1878. H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. Mém. Soc. de phys. et d'hist. natur. Genève 1879. E. L. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. of comp. Zool. Harvard Coll. VI, 1881. Ed. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. de Biol. IV, 1883. Th. Boveri, Zellenstudien. I—IV. Jenaische Zeitschr. 1887—1901. Vgl. ferner E. Conklin, Vejdovský, Rückert, Brauer, Haecker u. a.

Das eindringende Spermium wird in vielen Fällen von einem sich an dieser Stelle erhebenden Plasmahügel der Eizelle (sog. Empfängnishügel) aufgenommen (Fig. 185 *a*). Nach dem Eindringen des ersten Spermiums scheidet die Eizelle die Dottermembran ab, welche das Eindringen weiterer Spermien hindert. Zu einer normalen Befruchtung gehört nur ein Spermium.

Bei den sehr dotterreichen Eiern mancher Tiere *(Insekten, Selachier, Amphibien, Reptilien)* dringen in der Regel mehrere Spermien in das Ei ein *(Polyspermie)*. Doch gelangt auch hier normalerweise bloß ein Samenkern zur Kopulation mit dem Eikern, während die anderen zu degenerieren scheinen oder zu sog. Dotterkernen werden.

Nach dem Eindringen des Spermiums (äußere Befruchtung) löst sich der Faden des eingedrungenen Spermiums auf, zuweilen verbleibt er außer-

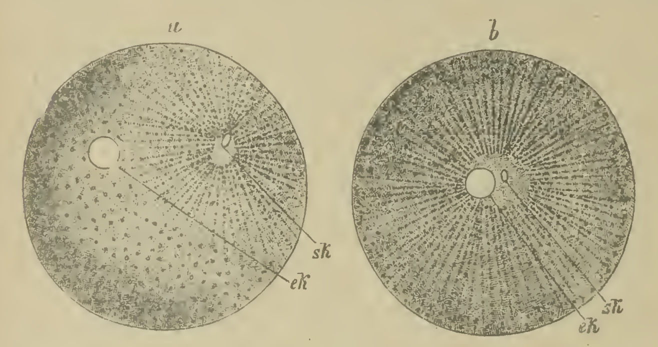


Fig. 186. Befruchtetes Ei eines Seeigels (nach O. Hertwig).
a Früheres Stadium. Der Kopf des eingedrungenen Spermiums hat sich in den in eine Plasmastrahlung eingeschlossenen Spermakern *(sk)* umgewandelt und dem Eikern *(ek)* entgegenbewegt. — *b* Späteres Stadium. Spermakern *(sk)* und Eikern *(ek)* nahe zusammengerückt und von Plasmastrahlung umgeben.

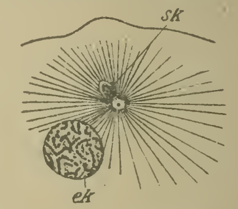


Fig. 187. Teil eines Seeigeleies (von *Toxopneustes*). Empfängnishügel noch erkennbar. Eikern *(ek)* und Spermakern *(sk)* vor der Vereinigung, an letzterem das Centriol des Spermiums im Zentrum der Plasmastrahlung (nach E. B. Wilson).

halb der Eizelle. Der Kopf (Kern) des Spermiums dringt weiter in die Eizelle ein, wobei er sich unter Aufnahme von Flüssigkeit bläschenförmig gestaltet. Er ist von einer Plasmastrahlung umgeben (Fig. 186). Eikern (weiblicher Vorkern) und Spermakern (männlicher Vorkern) wandern nun einander entgegen und vereinigen sich in der Mitte des Eies zum sog. konjugierten Kern *(Synkaryon)* oder Furchungskern (innere Befruchtung). Mit dem Kopfe dringt auch das Centriol des Spermiums ein; es bildet das Zentrum der erwähnten Strahlung (Fig. 187). Die Centriolen der Furchungsspindel stammen von jenem des Spermiums ab, während das Centriol des Eies schwindet.

Der Spermakern zeigt bei seiner Umgestaltung zu einem bläschenförmigen Kern die gleiche Zahl von Chromosomen wie der weibliche Vorkern; er besitzt zur Zeit seiner Vereinigung mit letzterem meist auch gleiche Größe (Fig. 179 *e*). Da der Kern des Spermiums und jener des reifen Eies die halbe (haploide) Chromosomenzahl der Somazellkerne des betreffenden Tieres besitzen, erscheint im konjugierten Kern die den Somazellkernen zukommende volle (diploide) Zahl von Chromosomen wieder herge-

stellt, von denen die eine Hälfte dem Eikern, die andere Hälfte dem Spermakern entstammt (Ed. van Beneden). In einigen Fällen sind die Chromosomen eines Kernes schon nach Form und Größe verschieden; dann läßt sich erkennen, daß im Synkaryon (mit der zu erwähnenden Ausnahme) jedes Chromosom einen gleich ausgebildeten (homologen) Partner besitzt (Sutton), somit zwei gleiche Serien oder Sortimente (Garnituren K. Heider) von Chromosomen unterschieden werden können (Fig. 188). Infolge davon, daß bei jeder Teilung alle Chromosomen geteilt werden, enthalten sämtliche Körperzellen des sich entwickelnden Tieres in ihren Kernen zur Hälfte mütterliche, zur Hälfte väterliche Chromosomen *(erbgleiche* oder *Äquationsteilung)*. Diese Tatsache läßt im Zusammenhalte damit, daß trotz des bedeutenden Größenunterschiedes zwischen Eizelle und Samenzelle die Nachkommen eines Paares ebenso dem Vater als der Mutter nachgeraten können, die große Bedeutung des Kernes erkennen. Er erweist sich danach als Vererbungsorgan der Zelle (Strasburger, O. Hertwig); in ihm wird in der Regel wieder das Chromatin als die Vererbungssubstanz betrachtet.

Die Allgemeingültigkeit des Satzes, wonach Zahl und Beschaffenheit der Chromosomen in beiden Vorkernen sich vollkommen entsprechen, erfährt eine Einschränkung durch die Beobachtung, daß in manchen Fällen der Chromatinbestand der beiden Vorkerne verschieden ist. Es wurde bei Insekten, Nematoden und Vertebraten gefunden, daß zweierlei Spermien gebildet werden, von denen die eine Form sich durch ein kleineres Chromosom als das homologe des Weibchens, oder das Fehlen eines Chromosoms (oder einer Gruppe von Chromosomen) unterscheidet. Genauere Untersuchungen (vor allem von Henking, Mc Clung, E. B. Wilson,[1]) Stevens) haben nämlich eine Differenz zwischen männlichen und weiblichen Genitalprodukten vor Eintritt der Konjugation der Chromosomen, so lange daher noch väterliches und mütterliches Chromosomensortiment getrennt sind (somit bei Ovogonien und Spermatogonien), darin ergeben, daß abweichend von dem sonstigen Verhalten im Kern der Spermatogonie, z. B. bei *Anasa tristis,* einer Hemiptere, eine ungerade Zahl von Chromosomen vorhanden ist, der Kern der Spermatogonie hier nur 21 Chromosomen, der Kern der

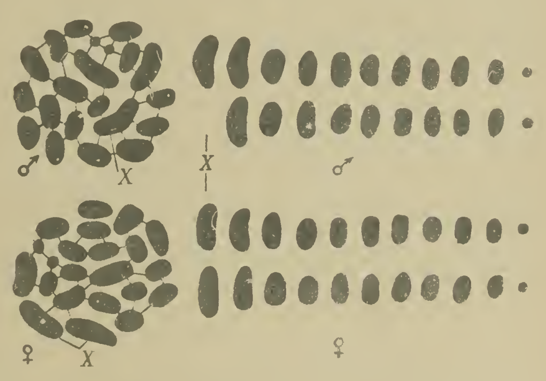


Fig. 188. Chromosomen des sich teilenden Kernes einer Spermatogonie (♂) und einer Ovogonie (♀) von *Anasa tristis;* rechts die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen der beiden Kerne paarweise in zwei Reihen angeordnet.

X x-Chromosom (nach E. B. Wilson)

[1]) Vergl. E. B. Wilson, Studies on Chromosomes. I—VII. Journ. exper. Zool. II—IX, 1905—1910. Journ. of Morphol. XXII. 1911. The Sex Chromosomes. Arch. mikr. Anat. LXXVII, 1911.

Ovogonie hingegen 22 Chromosomen aufweist (Fig. 188). Bei der Spermatogonie ist somit ein Chromosom vorhanden, dessen Partner fehlt. Es wird als x-Chromosom bezeichnet. Bei der Ovogonie hat das x-Chromosom seinen Partner, so daß hier zwei x-Chromosomen vorhanden sind, während bei der Spermatogonie bloß eines sich findet. In den Kernen der Spermatocyten, in denen die Konjugation der homologen Chromosomen des männlichen und weiblichen Sortiments (vergl. S. 199) eingetreten ist, hat das x-Chromosom daher keinen Partner. Bei der ersten Spermatocytenteilung wird nun das x-Chromosom mit geteilt, bei der zweiten Spermatocytenteilung hingegen gelangt das nunmehr einfache x-Chromosom ungeteilt in eine der beiden Tochterzellen. Aus der zweimaligen Spermatocytenteilung entstehen somit zwei Spermatiden mit x-Chromosom, während bei zwei Spermatiden das x-Chromosom fehlt; es werden daher zweierlei Spermien gebildet. Die Befruchtung durch Spermien ohne x-Chromosom liefert Männchen, durch Spermien mit x-Chromosomen Weibchen. Da die gereiften Eier sich rücksichtlich des Besitzes des x-Chromosoms alle gleich verhalten, geht nach den Erfahrungen in diesen Fällen die Geschlechtsbestimmung vom Spermium aus.

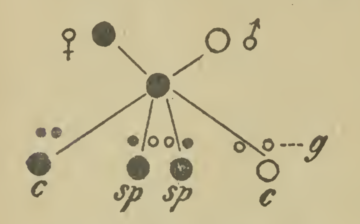


Fig. 189. Mendelsches Vererbungsschema (einfachster Fall, Erbsenschema).

♂ Vater, ♀ Mutter. Dominant ist im Schema schwarz (entspricht der rotblühenden Erbse). *c* konstant (homozygot), *sp* spaltend (heterozygot), *g* Verhalten der Geschlechtszellen der ersten Mischlingsgeneration (Original).

Doch kann die Verschiedenheit im Chromatinbestand auch dem Ei zukommen, indem es diesbezüglich zweierlei Eier gibt, wie bei Echiniden (Baltzer); auch hier wird das Ei mit weniger Chromatin zum Männchen (Boveri).

Daß auch sonst noch das Geschlecht vom Ei abhängig ist, zeigen die Fälle, in denen von demselben Weibchen zweierlei Eier gebildet werden (wie bei *Dinophilus*, der Reblaus), größere reicher ausgestattete, aus denen Weibchen hervorgehen, und kleinere, die Männchen liefern. Für diese Tatsache bringen Morgans Untersuchungen die Erklärung. Danach stoßen bei *Phylloxerinen* die kleinen Eier ihre x-Chromosomen durch einen Richtungskörper aus, die großen behalten sie, während wohl zweierlei Spermien gebildet werden, die Sorte ohne x-Chromosomen aber degeneriert, also abortiv ist.

Da die Chromosomen des Synkaryons zwei verschiedenen Individuen entstammen, so muß, wenn die Chromosomen die Träger der Vererbungssubstanz sind, eine individuelle Verschiedenheit der homologen Chromosomen angenommen werden. Es ist jedoch auch eine verschiedene Qualität der einer Serie zugehörigen Chromosomen anzunehmen (Sutton, Boveri) und es sind verschiedene Kombinationen von Chromosomen in den Keimzellen vorauszusetzen; nur unter diesen Annahmen lassen sich die bei Versuchen über Bastardierung gemachten Erfahrungen verstehen.

Durch Versuche über Pflanzenbastardierung hat Gregor Mendel[1]) bezüglich des Erscheinens der elterlichen Charaktere bei den Nachkommen ein Vererbungsgesetz gefunden, das nach ihm als *Mendelsches Gesetz* oder *Mendelsche Lehre* bezeichnet wird. Dieses Gesetz, später in Vergessenheit geraten, wurde gleichzeitig durch Correns, Erich v. Tschermak und de Vries wiederentdeckt.

Kreuzt man zwei verschiedene Pflanzen- oder Tierrassen miteinander, so erweisen sich die Nachkommen in ihren Merkmalen in der Regel nicht als Zwischenformen,

[1]) Gregor Mendel, Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandl. Naturf. Verein Brünn, IV, 1865. Auch in Ostwalds Klassiker, Nr. 121, 1901. C. Heider, Vererbung und Chromosomen, Jena 1906. W. Bateson, Mendel's Principles of Heredity. Cambridge 1909. V. Haecker, Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig 1911.

sondern es ergibt sich von zwei gleichsam miteinander konkurrierenden Merkmalen der Eltern bei den Nachkommen das eine als überwertig oder *dominierend*, das andere als unterwertig oder *rezessiv (Dominanzregel)*. Z. B. geben eine weiß- und eine rotblühende Erbsenrasse, schon Mendels Versuchsobjekt, miteinander gekreuzt, Nachkommen, die durchaus rotblühend sind, so daß sich die rote Farbe als die dominierende erweist; die weiße Blütenfarbe ist aber, wie die weiteren Erfahrungen zeigen, nicht geschwunden, sondern bloß zurückgetreten (rezessiv). Werden diese rotblühenden Bastarde 1. Generation durch Selbstbefruchtung weiter fortgepflanzt, so gehen aus solchem Samen Individuen hervor, von denen 75% rotblühend und 25% weißblühend sind, die rotblühenden zu den weißblühenden daher im Verhältnisse von 3 : 1 stehen (Fig. 189). Es ist somit in der 2. Bastardgeneration eine gesetzmäßige Spaltung der elterlichen Merkmale eingetreten *(Spaltungsregel)*. Die weißblühenden Bastarde, also die Träger des rezessiven Merkmales, liefern bei Selbstbefruchtung weiter stets nur weißblühende Nachkommen. Von den rotblühenden Bastarden der 2. Generation erweist sich in einer nächstfolgenden, unter Selbstbefruchtung gezogenen 3. Bastardgeneration ein Drittel der Nachkommen als konstant rotblühend, die beiden übrigen Drittel spalten jedoch wieder und liefern rotblühende und weißblühende Nachkommen im Zahlenverhältnisse 3 : 1. Auch die folgenden Generationen folgen diesem Mendelschen Gesetze. In gleicher Weise gibt die Kreuzung einer einfarbigen und fünfbänderigen Gartenschnecke *(Helix hortensis)* in der 1. Generation einfarbige Bastarde, Paarung der Bastarde 1. Generation untereinander wieder einfarbige und gebänderte Formen im Verhältnisse 3 : 1. Es kommen somit auch hier beide elterlichen Charaktere in der 2. Generation wieder zum Vorschein. Desgleichen wird die Vererbung des Geschlechtes von vielen Forschern als ein Fall von Vererbung nach der Mendelschen Regel angesehen.

Das Mendelsche Gesetz läßt sich am besten durch die Formel 1 D + 2 D R + 1 R ausdrücken, wobei D das dominierende, R das rezessive Merkmal bedeutet.

Eine richtige Erklärung für das charakteristische Spaltungsverhältnis 3 : 1 hat bereits Mendel gegeben. Er nahm an, daß die Bastarde 1. Generation ihr dominantes und rezessives Merkmal auf ihre Fortpflanzungszellen in der Weise verteilen, daß z. B. bei den erwähnten Erbsenbastarden gleichviel rotveranlagte und weißveranlagte Pollen- und Eizellen entstehen. Bei Selbstbefruchtung treten dann vier Möglichkeiten, die sich den Wahrscheinlichkeitsgesetzen nach in gleicher Anzahl finden, ein: rot mit rot, rot mit weiß, weiß mit rot und weiß mit weiß. Da Rot dominierend ist, wird nur die Kreuzung weiß mit weiß weißblütige Pflanzen geben, während in allen übrigen Fällen rotblühende Erbsen hervorgehen, von denen die aus der Verbindung rot mit rot hervorgehenden Nachkommen konstant bleiben, die Verbindung rot mit weiß weiterspaltend ist. Rein züchtende Individuen, d. h. solche, die bloß einerlei veranlagte Genitalzellen erzeugen, heißen „homozygot", Individuen, die verschieden veranlagte Genitalzellen produzieren — es sind dies die spaltenden Bastardformen — „heterozygot".

Es können aber Rassen durch mehrere Merkmale unterschieden sein, wodurch sich mehr Kombinationen ergeben, die ebenso in einem bestimmten Verhältnisse, gemäß dem Mendelschen Gesetze, auftreten. Weichen z. B. die Eltern in zwei Merkmalspaaren ab (dihybride Kreuzung), so resultieren aus der Kreuzung in 2. Generation vier verschiedene Formen. So gibt eine gelbe ungebänderte Varietät von *Helix nemoralis* mit einer roten einbänderigen Varietät gekreuzt in 1. Generation Nachkommen, die rot und ungebändert sind. In 2. Generation erscheinen viererlei Formen (rot ungebändert, rot gebändert, gelb ungebändert, gelb gebändert) im Verhältnisse 9 : 3 : 3 : 1.

Doch kommt auch der Fall vor, daß keines der Merkmale volle Dominanz oder Rezessivität besitzt, die Bastarde 1. Generation dann wahre Merkmalmischung zeigen. Mit Rücksicht auf diese Fälle wurde die Dominanzregel auch als *Uniformitätsregel* bezeichnet. Beispielsweise erscheinen die sog. blauen Andalusierhühner als 1. Generation aus der Kreuzung schwarzer und schmutzigweißer Stammeltern; sie spalten in

2. Generation in 1 schwarz : 2 blau : 1 schmutzigweiß, wobei blau in gleicher Weise weiterspaltet.

Die Mendelschen Versuche, die sich in gleicher Weise bei Kreuzung verschiedener Arten bestätigt haben, ergeben ferner, daß miteinander konkurrierende Merkmale sich unabhängig voneinander vererben. Auf die Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz oder Erbanlagen (Gene Johannsen) angewendet, folgt daraus, daß die Chromosomen sich bei der Tetradenbildung und Befruchtung nicht mischen, sondern nur aneinanderlegen und wieder getrennt werden können; darin liegt ein weiterer Beweis für die Individualität der Chromosomen.

Dem Befruchtungsprozesse bei Metazoen entspricht die *Kopulation* (bezw. *Konjugation*) bei *Protozoen*. Bei der Kopulation der Protozoen, häufig im rückdifferenzierten Zustande, vereinigen sich meist zwei gleichartig ausgebildete Individuen (Isogameten), wobei ihre Cytoplasmen und Kerne miteinander verschmelzen. Da, wo die beiden kopulierenden Individuen als Mikro- und Makrogameten (Anisogameten) zuweilen ähnlich dem Spermium und Ei der Metazoen differenziert sind (z. B. *Coccidien*), vollzieht sich die Kopulation analog dem Befruchtungsvorgang. Bei der Konjugation, die sich bei den *Ciliaten* findet, handelt es sich um eine nur vorübergehende Vereinigung zweier Individuen, während welcher ein wechselseitiger Austausch von Kernsubstanz stattfindet (Wechselkopulation). Sie hängt mit dem Vorhandensein von zwei physiologisch verschiedenwertigen Kernen (Micronucleus, Macronucleus) bei *Ciliaten* zusammen.

Wie bei der Eireifung wurde auch bei der Kopulation und Konjugation der *Protozoen* eine Reduktion des Chromatins entweder durch einfaches Ausstoßen von Kernteilen (einige *Coccidien*) oder durch Kernteilung mit nachfolgender Rückbildung von Kernstücken *(Actinophrys, Actinosphaerium, Coccidien, Ciliaten)* beobachtet.

Als *Autogamie* wurde eine bei manchen Protozoen *(Heliozoen, Amoebozoen, Flagellaten)* vorkommende Kopulation bezeichnet, bei der zwei Abkömmlinge einer und derselben Mutterzelle nach Ausstoßung von Richtungskörpern miteinander verschmelzen. Dieser Vorgang vollzieht sich z. B. bei *Actinosphaerium* nach R. Hertwig in folgender Weise. Nach Einziehung der Pseudopodien, Rückbildung der Vacuolen im Plasma sowie der meisten Kerne umgibt sich dieses Heliozoon mit einer Gallerthülle. Diese Muttercyste teilt sich in soviel sich mit Kieselhüllen umgebende Tochtercysten, als noch Kerne vorhanden sind. Jede einkernige Tochtercyste erfährt nunmehr eine Teilung in zwei Sekundärcysten, die nach Bildung von Richtungskernen wieder miteinander zur sog. Keimkugel verschmelzen, aus deren Inhalt nach längerer Ruhezeit junge Actinosphaerien hervorgehen.

Entwicklung.[1])

Während nach der älteren Lehre die Entwicklung nur für ein Wachsen bereits im Keime sich findender Teile gehalten wurde *(Evolutions-* oder *Präformationstheorie),* weiß man seit Caspar Friedrich Wolff (1759), daß die Entwicklung auf Neuentstehung komplizierterer Organisationsverhältnisse von einfachen Anfangsstufen aus beruht *(Epigenesislehre).* In diesem Sinne haben nur die Metazoen eine Entwicklung. Die höheren Organisationsverhältnisse, die bei Protozoen auftreten, fallen mit der Differenzierung ihres einzelligen Körpers zusammen. In einigen Fällen *(Suctoria, Rhizopoda)* besteht aber bei Protozoen eine der Entwicklung vergleichbare *Differenzierungsfolge,* indem verschiedene Differenzierungszustände aufeinander folgen.

Furchung.

Nach Vereinigung von Ei- und Spermakern, beim parthenogenetisch sich entwickelnden Ei nach Ausstoßung des Richtungskörpers, bildet sich die erste Furchungsspindel aus (Fig. 179 *f*). Nach erfolgter Teilung derselben teilt sich die Eizelle und die ersten Teilungen der Eizelle, die zur Embryonalanlage führen bis zum Blastulastadium, werden Furchung genannt. Die Furchungsteilungen vollziehen sich in gesetzmäßiger Folge, und zwar wechseln im allgemeinen Meridianfurchen (vom animalen zum vegetativen Pole) mit senkrecht auf erstere verlaufenden äquatorialen Furchen ab. Infolgedessen sehen wir die Furchungszellen sich zu einer Hohlkugel um einen zentralen Hohlraum, die Furchungshöhle oder *primäre Leibeshöhle (Baersche Höhle, Blastocoel)* anordnen.

Die Zellen der animalen Seite des Keimes sind in der Regel kleiner und stets dotterärmer als jene der vegetativen. Es hängt dies mit der Verteilung des Nahrungsdotters im Ei zusammen, der an der vegetativen Seite stärker gehäuft ist. Sind somit die Zellen der vegetativen Seite gleich von Anfang an größer, so bildet sich der Größenunterschied noch dadurch weiter aus, daß sich bei Vorhandensein reichlicherer Nahrungsdotters die Teilungen der vegetativen Furchungszellen verzögern.

Haeckel hat vier Arten der Furchung unterschieden, welche durch die Menge und Anordnung des im Ei enthaltenen Nahrungsdotters bedingt werden.

---

[1]) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879. F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. 2 Bde., aus dem Englischen übers. von B. Vetter. Jena 1880—1881. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1893—1910. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere. Herausg. von O. Hertwig. 3 Bde. Jena 1906.

1. *Äquale Furchung* (adäquale Hatschek). Sie (Fig. 190) findet sich bei Eiern, die wenig oder keinen Nahrungsdotter enthalten (Fig. 76 *a*), und ist dadurch charakterisiert, daß die Furchungszellen an Größe nur geringe Unterschiede zeigen. Es entstehen zuerst zwei Meridianfurchen, welche aufeinander senkrecht stehen. Darauf folgt eine äquatoriale Furche; es zeigt sich dabei nur ein geringer Größenunterschied zwischen den Zellen der vegetativen und animalen Keimseite. In der Mitte zwischen den Furchungskugeln erscheint eine geräumige Furchungshöhle. Im weiteren Verlaufe der

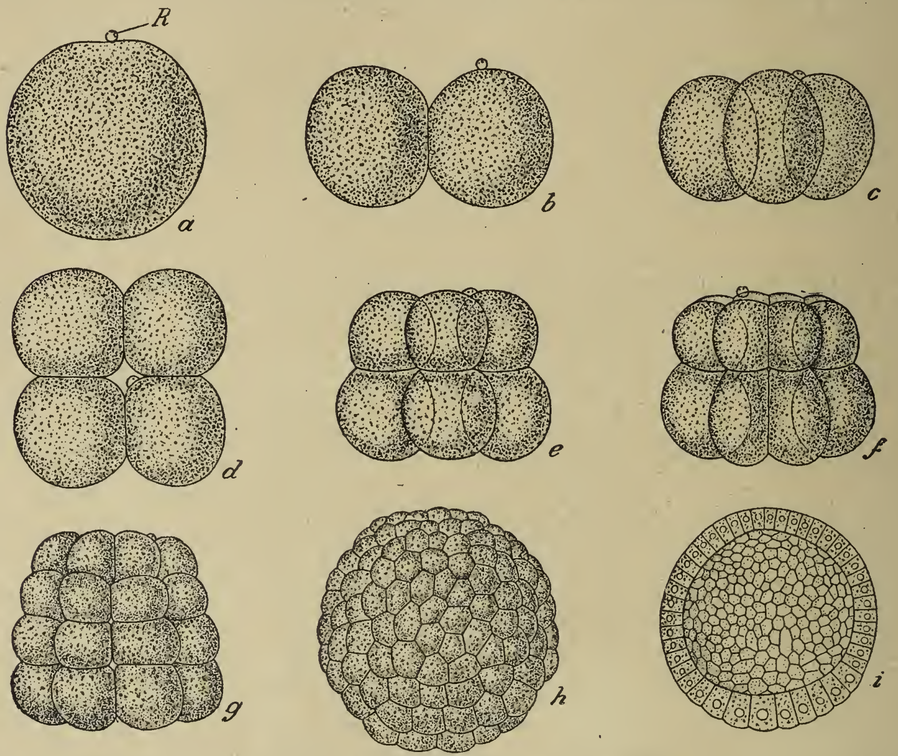


Fig. 190. Äquale Furchung des Eies von *Branchiostoma (Amphioxus)* (nach Hatschek). *a* Ungefurchtes Ei, *R* Richtungskörper. *b* Zweizelliges, *c* vierzelliges Stadium. *d* Letzteres in der Ansicht vom vegetativen Pole. *e* Achtzelliges, *f* sechzehnzelliges, *g* zweiunddreißigzelliges Stadium. *h* Späteres Furchungsstadium, alle in seitlicher Ansicht. *i* Blastulastadium im Längsschnitt.

Furchung folgen abwechselnd Meridianfurchen und äquatoriale Furchen. Den Schluß der Furchung bildet ein blasenförmiges Entwicklungsstadium, bestehend aus einer großen Zahl von Furchungszellen, die in Form eines einschichtigen Epithels um die meist geräumige Furchungshöhle angeordnet sind. Dieses Stadium wird als Keimblase, *Blastosphaera* oder *Blastula* bezeichnet (Fig. 190 *i*). Die Zellen sind rücksichtlich ihrer Größe nur wenig verschieden, jene der vegetativen Seite etwas größer. Äquale Furchung besitzen die Eier von *Spongiarien, Cnidarien, Echinodermen, Scoleciden,* einigen *Anneliden* und *Crustaceen,* von *Tunicaten, Branchiostoma (Amphioxus)* und *Säugetieren.*

2. *Inäquale Furchung.* Sie findet sich bei Eiern mit reichlicherem Nahrungsdotter. Da letzterer vornehmlich in der vegetativen Hälfte des Eies angehäuft ist, erscheint der Kern mehr excentrisch gegen den animalen

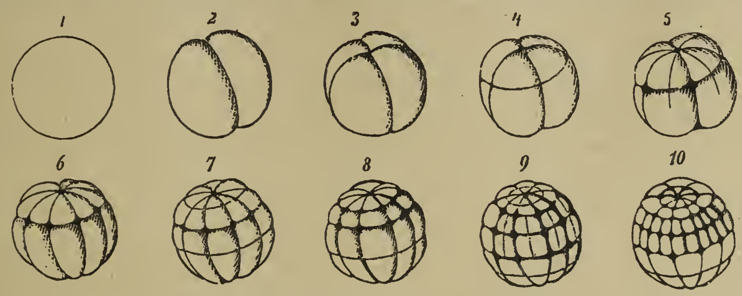


Fig. 191. Inäquale Furchung des Eies vom Frosch, *Rana temporaria* (nach Ecker), in zehn aufeinanderfolgenden Stadien.

Pol hin gelagert (Fig. 76 *c*). Auch hier (Fig. 191) werden zuerst zwei Meridianfurchen gebildet, denen eine äquatoriale folgt. Die Zellen bei dem Auftreten letzterer sind verschieden groß; die der animalen Seite sind klein

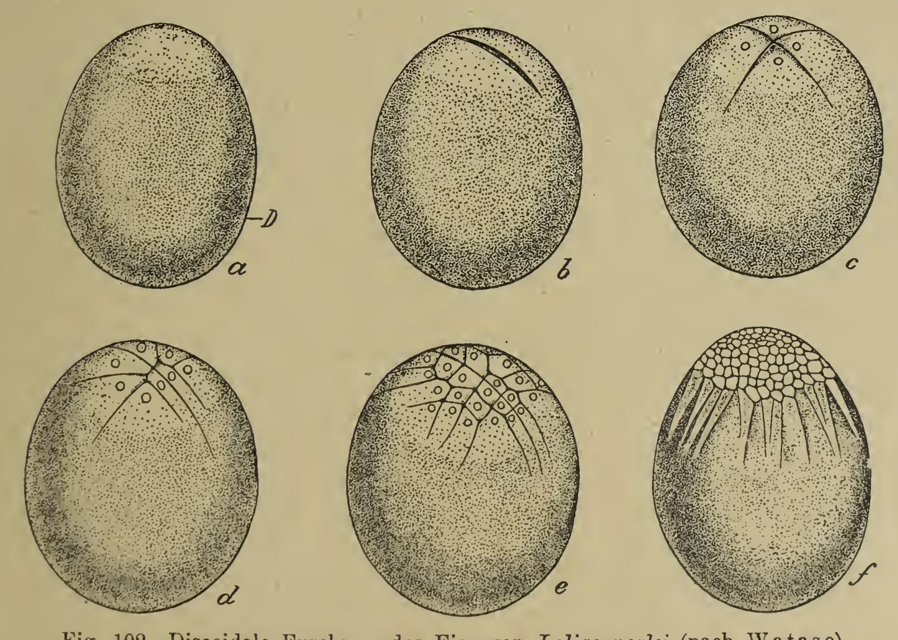


Fig. 192. Discoidale Furchung des Eies von *Loligo pealei* (nach Watase).
a Ungefurchtes Ei, *D* Dotter, von dem sich die hellere Keimscheibe abhebt. *b* Erstes, *c* zweites Furchungsstadium. *d*, *e* Spätere Furchungsstadien mit auffälliger Symmetrie der Furchungszellen, *f* vorgeschrittenes Furchungsstadium.

und arm an Deutoplasma, jene der vegetativen Seite merkbar größer, da in ihnen die größere Menge von Deutoplasma verbleibt. Beim Auftreten der weiteren meridianen und äquatorialen Furchen zeigt sich ein Zurückbleiben der Furchung an der vegetativen Keimhälfte. Das Blastulastadium weist infolgedessen an der vegetativen Seite viel größere Zellen auf und die

Furchungshöhle erscheint exzentrisch gegen den animalen Pol zu verdrängt oder kann bei ansehnlicher Größe der vegetativen Furchungszellen auch vollständig fehlen *(Sterroblastula)*. Inäqual furchen sich die Eier der *Ctenophoren*, einiger *Anneliden, Mollusken*, unter den Vertebraten jene der *Amphibien, Ganoiden*, von *Petromyzon*. Bei Wirbeltieren ist das Epithel im Blastulastadium mehrschichtig (Fig. 201 *a*).

3. *Discoidale Furchung*. Sie (Fig. 192) findet sich bei Eiern, welche einen sehr reichlichen Nahrungsdotter besitzen, der an der vegetativen Eiseite gehäuft ist. Der Kern mit einer reichlicheren Menge von Protoplasma bildet, vollständig gegen den animalen Pol verdrängt, eine kleine linsenförmige Scheibe, welche dem übrigen, den Nahrungsdotter enthaltenden Teil des Eies aufliegt (Fig. 76 *d*). Die den Kern umgebende relativ geringe Menge von Protoplasma ist nicht imstande, die ganze Eikugel zu teilen. Wir sehen daher, daß sich der Kern mit dem umgebenden Plasma allein furcht, der übrige, den Dotter enthaltende Teil des Eies jedoch von der Furchung zunächst unberührt bleibt. Das Plasma mit dem Kern schnürt sich vor oder erst während der Furchung vom Nahrungsdotter ab.

Auch hier wechseln meridiane und äquatoriale Furchen ab, die mit Rücksicht auf die scheibenförmige Keimanlage auch als radiäre und zirkuläre bezeichnet werden. Während der Furchung gelangen einzelne Zellen in den Dotter (sog. Dotterzellen). Zum Schlusse der Furchung findet sich eine scheibenförmige, bei Wirbeltieren mehrschichtige Zellmasse (Keimscheibe), welche der großen Dotterkugel aufliegt, in der sich anstoßend an die Keimscheibe einige Dotterzellen finden (Fig. 203). Dieses Stadium entspricht der Blastula. Die Furchungshöhle ist in diesem Falle eine schmale Spalte zwischen Keimscheibe und Nahrungsdotter oder fehlt.

Außer bei Wirbeltieren *(Myxinoiden, Elasmobranchier, Teleosteer, Gymnophionen, Reptilien, Vögel, Monotremen)* findet sich die discoidale Furchung auch bei *Cephalopoden*, beim *Skorpion* und bei *Pyrosoma*. Sie hat sich aus der inäqualen Furchung infolge massenhafter Anhäufung von Nahrungsdotter entwickelt, nur beim Skorpion ist sie aus der superficialen Furchung hervorgegangen.

4. *Superficiale Furchung*. Auch diese Art der Furchung ist durch einen relativ sehr großen Nahrungsdotter bedingt, der jedoch nicht einseitig an der vegetativen Seite des Eies angehäuft ist, sondern im ganzen Umkreise des Eikernes ziemlich gleichmäßig (wahrscheinlich auch hier an der vegetativen Seite etwas reichlicher) angeordnet erscheint (Fig. 76 *b*). Ebensowenig wie meist bei der discoidalen Furchung tritt bei der superficialen (Fig. 193) eine Trennung der Furchungszellen ein; dieselben bleiben vielmehr anfänglich durch den Dotter miteinander in Verbindung und trennen sich voneinander und sodann von dem Deutoplasma erst ab, wenn sie an die Oberfläche des Dotters gelangt sind. Auch hier sind Meridianteilungen und äquatoriale Teilungen zu unterscheiden. Während die Furchungszellen peripheriewärts wandern, wird der Nahrungsdotter zentralwärts abgestoßen.

Zufolgedessen kommt es nicht zur Ausbildung einer Furchungshöhle, deren Stelle vom Nahrungsdotter eingenommen wird. Das Blastulastadium ist demnach dadurch charakterisiert, daß die Epithelschichte der Blastula (das Blastoderm) den zentralen Nahrungsdotter umschließt. Diese Form der Furchung kommt bei *Arthropoden* und einigen *Cnidarien (Anthozoen)* vor.

Bei den Eiern von *Crustaceen* sind zuweilen entsprechend den im Inneren des Dotters sich vollziehenden Teilungen Furchen an der Oberfläche des Eies sichtbar, welche jedoch wenig tief gehen. Bei *Insekten* dagegen ist an der Oberfläche des Eies von der Furchung nichts zu sehen; dieselbe verläuft anfänglich vollständig verdeckt. Erst nach zahlreichen Teilungen

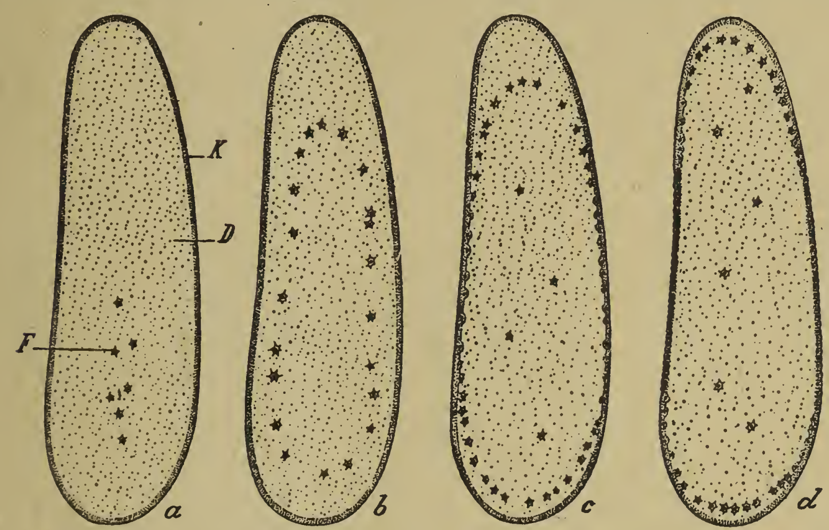


Fig. 193. Blastodermbildung des superficial sich furchenden Eies von *Hydrous (Hydrophilus) piceus* (nach K. Heider).

F Furchungskerne von sternförmigen Plasmapartien umgeben, *K* Keimhautblastem (oberflächliche Plasmaschichte), *D* Dotter. In *c* die Furchungskerne in dem mittleren Gürtel des Eies mit dem Keimhautblastem verschmolzen, einige Zellen sind im Dotter verblieben (sog. Dotterzellen), in *d* das Blastoderm im Gürtel des Eies ausgebildet.

treten die Furchungszellen an die Oberfläche; hier sowie bei einigen *Arachnoiden* und *Chilopoden* verbleiben in der Regel auch Zellen im Dotter (Fig. 193 *c, d*).

Bei der superficialen Furchung treten die Furchungszellen nicht immer gleichzeitig an die Oberfläche des Keimes. Es gibt Fälle *(Nebalia, Cumaceen, Mysis)*, wo die Blastodermbildung an einer bestimmten Stelle der Keimoberfläche vorauseilt, so daß vorübergehend eine Keimscheibe gebildet wird und das Bild discoidaler Furchung entsteht. Doch wächst die Keimscheibe nicht bloß durch Teilung ihrer Zellen, sondern durch weiteres Auftauchen von Furchungszellen an ihrem Rande.

Die äquale und inäquale Furchung werden auch als totale (holoblastische) Furchung unterschieden, gegenüber der discoidalen und superficialen, welche als partielle oder meroblastische zusammengefaßt werden. Im ersten Falle findet bei der Furchung eine vollständige, im zweiten bloß eine teilweise Durchteilung des Eies statt.

In der Anordnung der Furchungszellen kommt auch bereits die allgemeine Grundform des sich entwickelnden Tieres zum Ausdruck, indem die Furchungsstadien diesbezüglich einen Radiärtypus *(Cnidarier, Echinodermen)*, disymmetrischen Typus *(Ctenophoren)* oder Bilateraltypus (sehr verbreitet bei den *Coelomaten*) zeigen (Fig. 192).

Das Ende der Furchung wird durch das Stadium der *Keimblase (Blastula)* bezeichnet. Diese ist im ursprünglichsten Falle, wie bei der äqualen Furchung, ein sphäroidischer Entwicklungszustand, der sich aus einer Epithelschichte (*Blastoderm*, Keimhaut) aufbaut. Das Blastoderm umschließt einen Hohlraum, die primäre Leibeshöhle *(Blastocoel)*, die mit Flüssigkeit oder gallertigem Sekrete, bei superficialer Furchung von dem Nahrungsdotter erfüllt ist. Dieser Keimzustand zeigt sich bei Vorhandensein reichlichen Nahrungsdotters entsprechend verändert. Die Blastula tritt in der Entwicklung aller Metazoen auf, manche schwärmen bereits in diesem Stadium umher; sie ist der Ausgangszustand für die Bildung der *Keimblätter*, d. i. der Anlagen der primitiven Körperschichten.

Keimblätterbildung.

1. *Gastrulation* (Entwicklung des Entoderms). Aus dem Blastulastadium geht bei sämtlichen Metazoen die *Gastrula* hervor. Diese besteht aus zwei Keimblättern (Epithelschichten), einem äußeren Keimblatt, dem *Ectoderm* (Ectoblast), und einem inneren Keimblatt, dem *Entoderm* (Entoblast). Das Ectoderm bildet die primäre Körperbedeckung, das Entoderm den primären Darm (Urdarm, *Archenteron*). Die Öffnung des Urdarmes, welche von dem Umschlagsrande des Ectoderms in das Entoderm begrenzt wird, heißt Urmund *(Prostoma, Blastoporus)*. Zahlreiche Metazoen verlassen bereits auf diesem Stadium die Eihüllen.

Die Gastrula bildet sich aus der Blastula auf verschiedene Weise. Der am meisten verbreitete Modus ist die *Invagination* oder *Embolie;* sie findet sich bei nach verschiedenen Arten sich furchenden Eiern und ist mit Haeckel als der ursprüngliche Modus anzusehen.

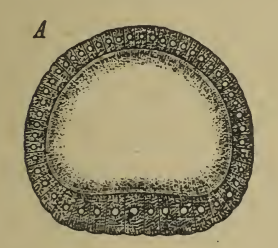
Betrachten wir den einfachsten Fall eines äqual sich furchenden Eies (Fig. 194), so sehen wir, daß die aus etwas größeren Zellen bestehende vegetative Seite der Blastula sich einbuchtet. Diese Einbuchtung oder Einstülpung geht zuweilen so weit, daß die eingestülpte Schichte, das Entoderm, sich an die äußere, das Ectoderm, anlegt und das Blastocoel vollständig verdrängt. Die Einstülpung erfolgt ursprünglich am vegetativen Pole.

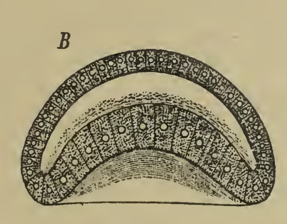
Die Modifikationen, welche die Gastrulation verschiedener Metazoen bietet, betreffen 1. die Art der Entstehung des zweiten Blattes (Entoderms), 2. die Form dieser Anlage, 3. den Ort, an welchem die Einstülpung erfolgt. Erstere ist zumeist unabhängig von der Menge und Lagerung des Nahrungsdotters; die zweite wird durch die Form der Eizelle und die Grundform des Embryos beeinflußt, welche auf die Gastrulation rückwirkt; der Ort der

Einstülpung hängt mit der Menge und Anordnung des Nahrungsdotters zusammen.

Rücksichtlich der Art der Entwicklung des Entoderms können außer der Invaginaton folgende Modifikationen unterschieden werden: 1. Epibolie, 2. polare Einwucherung, 3. multipolare Einwanderung, 4. Delamination.

Die Gastrulation durch *Epibolie* findet sich bei manchen Wirbellosen *(Ctenophoren, Anneliden)* vor, deren Eier sich inäqual furchen und mit sehr reichlichem Nahrungsdotter ausgestattet sind. Die Zellen des animalen Poles sind in diesem Falle sehr klein im Vergleich zu den großen dotterreichen Zellen der vegativen Keimhälfte. Die Furchungshöhle ist entweder sehr eng oder fehlt (Fig. 195). Eine Invagination des Entoderms erscheint aus mechanischen Gründen unmöglich und es findet eine Überwachsung der großen Entodermzellen durch die kleinen, sich vermehrenden Ectodermzellen statt. Die Urdarmhöhle fehlt oder ist sehr eng.





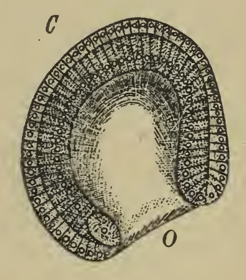


Fig. 194.

A Blastula von *Branchiostoma (Amphioxus)*, *B* dieselbe im Stadium der Einstülpung, *C* durch Invagination entstandene Gastrula, *O* Urmund (nach Hatschek).

Die Anlage des Entoderms durch *polare Einwucherung* (Fig. 196) besteht darin, daß Blastodermzellen des vegetativen Poles in die Furchungshöhle einwandern, die sie schließlich ganz erfüllen (sog. *Planula*). In der soliden Entodermzellmasse entsteht später die Urdarmhöhle in Form eines spaltförmigen, sich allmählich vergrößernden Raumes, um den sich die Entodermzellen epithelartig anordnen. Die Mundöffnung (das Prostoma) bricht sekundär am vegetativen Pole, von dem aus die Einwucherung stattgefunden hat, durch.

Die polare Einwucherung des Entoderms läßt sich unschwer auf die Invagination zurückführen. Sie findet sich bei *Hydrozoen* sowie *Arthropoden.*

Die Gastrulation durch *multipolare Einwanderung* wird bei einigen Hydrozoen *(Aeginopsis, Aegineta)* beobachtet. Dabei entsteht das Entoderm in der Weise, daß von verschiedenen Stellen des Blastoderms aus einzelne Zellen nach innen gelangen und sich zu einer soliden Entodermmasse vereinigen. Es kommt hier nicht zum Auftreten einer deutlichen Furchungshöhle, die frühzeitig durch die eingewanderten Entodermzellen eingenommen wird. Die Entodermmasse höhlt sich später zur Bildung der Urdarmhöhle aus und der Urmund bricht sekundär nach außen durch.

Zuweilen *(Siphonophoren, Octactiniaria,* viele *Hydroiden)* gelangen schon während der Furchung durch zur Oberfläche parallele Teilungen der Furchungszellen einzelne Furchungszellen in die Tiefe, so daß kein Blastocoel zur Entwicklung kommt. Der Keim stellt demzufolge einen soliden Zellhaufen vor (sog. *Morula*). An diesem erfolgt die Sonderung von Ecto- und Entoderm durch spätere Differenzierung.



Fig. 195. Epibolische Gastrula von *Bonellia* (nach Spengel).

Die Gastrulation durch *Delamination,* welche von jener durch multipolare Einwanderung ableitbar ist, findet sich bei *Geryoniden* unter den Hydrozoen (Fig. 197). Das Entoderm wird hier derart angelegt, daß die Blastodermzellen sich parallel zur Oberfläche teilen. Es entsteht auf diese Weise eine innere Zellmasse, das Entoderm, welches sich zu einer Epithelblase umgestaltet, die sekundär im Munde nach außen durchbricht.

Der Gastrulamund zeigt am Schluß der Gastrulation eine Verengung und vielfach eine Veränderung seiner Lage. Selten *(Spongiaria)* erfolgt sein dauernder Verschluß, in allen anderen Fällen hat er eine Beziehung zum definitiven Mund oder After. Seine Form und die der Entodermanlage erscheinen durch die Grundform des Embryos bestimmt.

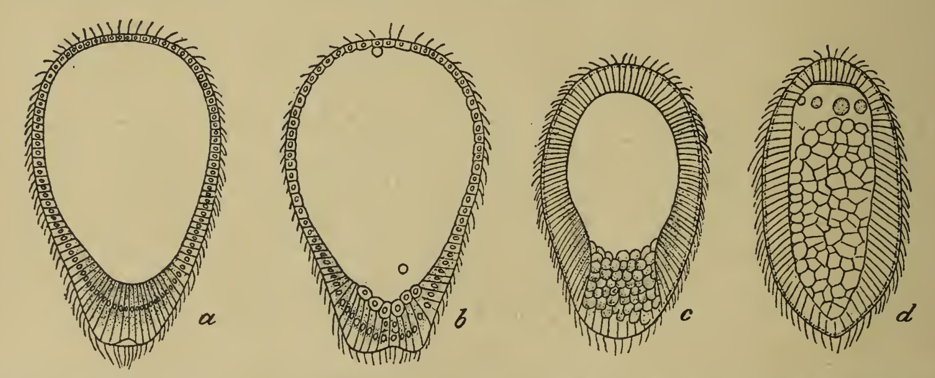


Fig. 196. Gastrulation durch polare Einwucherung von *Aequorea* (nach Claus, verändert). *a* Blastula, *b—d* drei Stadien der fortschreitenden Einwucherung.

Der Gastrulamund ist kreisförmig begrenzt und verengt sich konzentrisch bei den *Coelenterata* und *Coelomopora.* Er hat bei den Coelenteraten, ausgenommen die *Spongiaria,* bei denen er sich verschließt und durch sekundäre Öffnungen (Pori) substituiert wird, stets Beziehung zum definitiven Mund und wird entweder direkt zu diesem *(Hydrozoa, Scyphozoa)* oder *(Anthozoa, Ctenophora)* durch die Ausbildung eines ektodermalen Schlundes (Stomodaeums) zur Schlundpforte. Bei der *Protostomia* und *Chordonia* dagegen nimmt der Gastrulamund die Form einer Längsspalte an, welche

der Medianebene des Körpers entspricht, und schließt sich bis auf einen kleinen Rest. Diese Schließungslinie entspricht bei den *Protostomia* der Ventral-, bei den *Chordonia* der Dorsalseite des ausgebildeten Tieres. Bei

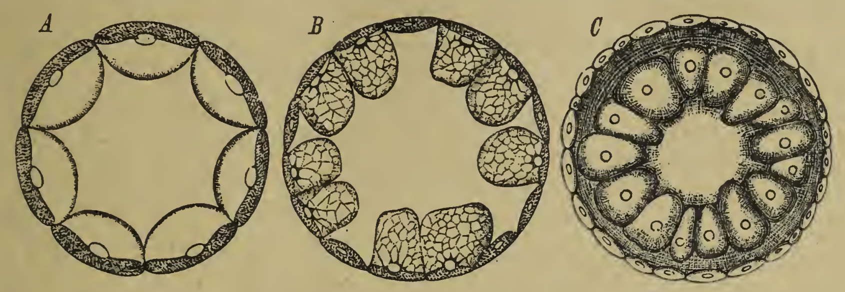


Fig. 197. Durchschnitte durch Entwicklungsstadien des Eies von *Geryonia* (nach Fol).
A An den die Furchungshöhle umschließenden Furchungszellen hebt sich ein äußeres feinkörniges Ectoplasma und ein inneres helles Endoplasma ab, *B* Blastula, *C* Gastrula, durch Delamination entstanden.

den *Protostomia* wird der Gastrulamund durch stärkeres Wachstum des Rückens nach der Ventralseite verschoben und es erfolgt die Schließung von hinten nach vorn in einer medianen Verwachsungsnaht (Gastrula-

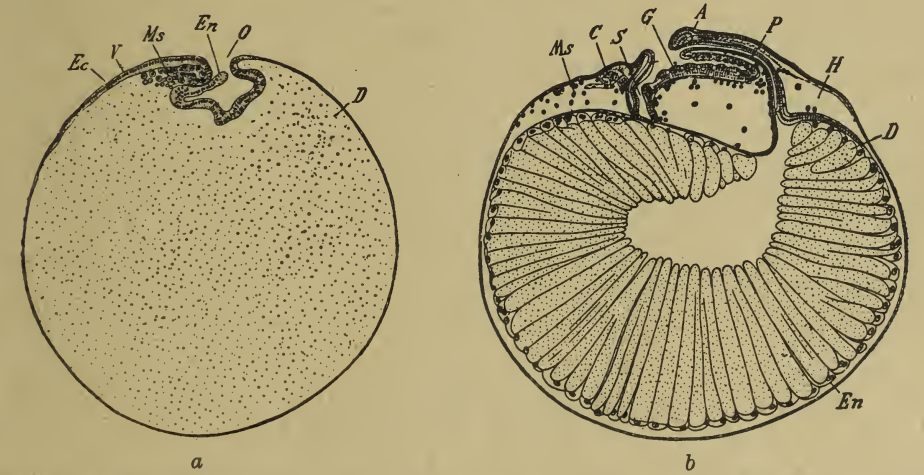


Fig. 198. *a* Gastrulastadium, *b* weiter vorgeschrittener Embryo vom Flußkrebs im Medianschnitt (nach Reichenbach).
A Abdomen, *C* Cerebralganglion, *D* Dotter (Dotterpyramiden), *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm (Mitteldarm), *G* Bauchganglienkette, *H* Herz, *Ms* Mesoderm, *O* Gastrulamund, *P* Proctodaeum, *S* Stomodaeum, *V* Stelle des Vorderendes des Embryos.

raphe); der letzte Rest des Gastrulamundes entspricht dem Vorderende des Schließungsspaltes und wird mit der Ausbildung des Stomodaeums zur Schlundpforte. Bei den *Chordonia* gehört der Gastrulamund der Dorsalseite des Embryos an und schließt sich in einer Raphe von vorn nach hinten; der hintere Gastrulamundrest wird hier (desgleichen bei den *Coelomopora* und wahrscheinlich auch bei den *Chaetognatha*, somit bei allen *Deuterostomia*) zum After.

Die spaltförmige Schließung des Gastrulamundes sowie die häufig beobachtete bilateralsymmetrische Anlage des Entoderms erscheinen als Ausdruck der Bilaterie des ausgebildeten Tieres.

Sehr häufig schließt sich der Gastrulamund vollständig und bricht sekundär an gleicher Stelle wieder durch, ein Verhalten, das nicht als primär anzusehen ist.

Was den Ort der Entodermbildung betrifft, so liegt derselbe ursprünglich am vegetativen Pole, und zwar dem animalen Pole, aus dem das Vorderende des Tieres hervorgeht, direkt gegenüber. In zahlreichen Fällen dagegen findet sich die Anlage des Vorderendes des Tieres nicht der Gastrulaeinstülpung gegenüber, sondern in der Nähe des Vorderendes der letzteren. Diese Fälle sind durch spezielle Anordnung und mächtige Ausbildung des Nahrungsdotters zu verstehen. Sie finden sich daher bei Eiern mit superficialer und discoidaler Furchung. Beispiele hiefür bietet die Entwicklung bei Dekapoden (Fig. 198 *a*), Insekten und Vertebraten.

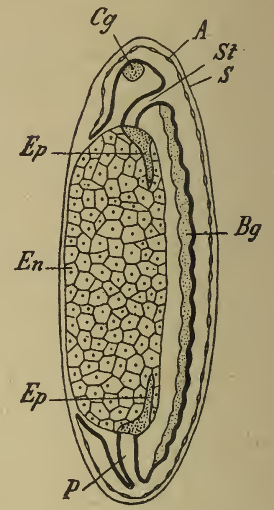


Fig. 199. Schnitt durch einen Insekten-Embryo, schematisch (Original).

A Amnion, *S* Serosa, *Cg* Cerebralganglion, *Bg* Bauchganglienkette, *St* Stomodaeum, *P* Proctodaeum, *En* abortives Entoderm (Dotterzellen), *Ep* plastische Teile des Entoderms, letztere in Oberflächenansicht.

Der sehr umfangreiche Nahrungsdotter dotterreicher Eier gelangt in der Regel, und zwar auf verschiedene Art, in den Darm. Auch findet häufig bei Vorhandensein reichlichen Nahrungsdotters eine Scheidung (Arbeitsteilung) im Entoderm in einen *plastischen* und *abortiven* Anteil statt; aus ersterem geht das definitive Mesenteronepithel hervor, die Zellen des abortiven Anteiles *(Vitellophagen)* besorgen die Resorption des Nahrungsdotters und gehen darnach zugrunde, ohne sich am Aufbau des definitiven Darmes zu beteiligen.

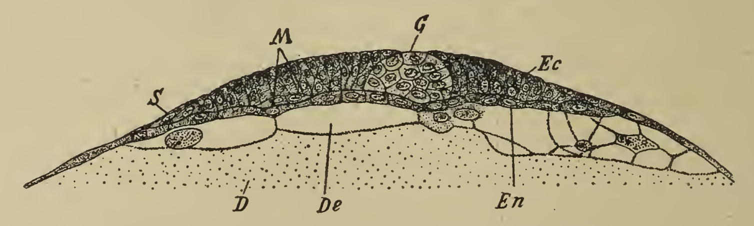


Fig. 200. Keimscheibe von *Euscorpius carpathicus* im Querschnitt (nach A. Brauer).

Ec Ectoderm, *En* plastischer, *De* abortiver Teil (Dotterzellen) des Entoderms, *D* Dotter, *G* Genitalzellen, *M* Mesoderm, *S* Serosa (in erster Anlage).

Unter den sich superficial furchenden Eiern wird beim *Flußkrebs* (Fig. 198 *b*) der große Nahrungsdotter, der das Blastocoel erfüllt, allmählich in die Entodermzellen aufgenommen, welche zu hohen Prismen aus-

wachsen und deren Kerne immer mehr peripheriewärts gelangen. Schließlich wird der Dotter in die Darmhöhle abgestoßen. Bei den *Insekten* da-

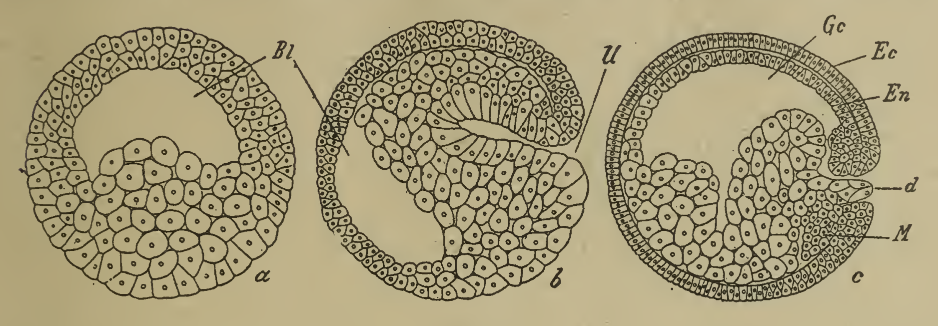


Fig. 201.

a Blastula, *b* beginnende Gastrulaeinstülpung, *c* Gastrula von *Molge (Triton)* im Längsschnitt (nach O. Hertwig) *Bl* Blastocoel, *U* Urmund, *Gc* Gastrocoel, *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *M* Mesoderm, *d* Dotterpfropf.

gegen, bei deren superficial sich furchenden Eiern der Nahrungsdotter gleichfalls in die primäre Leibeshöhle gelangt, wird der Dotter vom Ento-

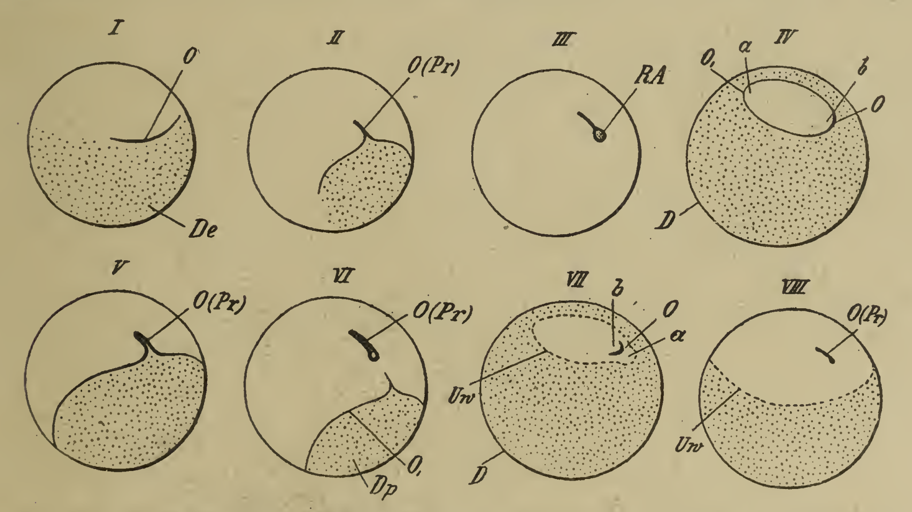


Fig. 202. Flächenansichten der Gastrulation von Vertebraten, schematisch (Original).

I—III von *Amphibien*, I Stadium der sichelförmigen Rinne, II Beginn der Schließung des Gastrulamundes, III Endstadium der Schließung; IV—VI von *Selachiern*, IV Keimscheibe mit dem ersten Auftreten der sichelförmigen Rinne, V Beginn der Schließung, VI der Dotterentodermrand *(O,)* des Gastrulamundes hat sich vom Darmentodermrand *(O)* getrennt und umschließt den Dotterblastoporus *(Dp)*; VII und VIII von *Reptilien*, VII Stadium der Keimscheibe mit sichelförmigem Urmund, VIII die Schließung des Urmundes ist beendet; der Umwachsungsrand *(Uw)* der Keimscheibe beginnt den Dotter zu umwachsen. *O* Gastrulamund, *O(Pr)* zur Primitivrinne geschlossener Gastrulamund, *RA* Rusconischer After, *O,* Dotterentodermrand des Gastrulamundes, *a* vorderer, *b* hinterer Rand des Gastrulamundes, *D* Dotter, *De* dotterhältige Entodermzellen, *Dp* Dotterblastoporus, *Uw* Umwachsungsrand.

derm umwachsen. Hier erscheint das Entoderm in zwei Anteile, einen *plastischen* und einen *abortiven*, geschieden (Fig. 199). Den abortiven repräsentieren die während der Furchung im Dotter verbliebenen Dotterzellen. Das definitive Mitteldarmepithel wird von dem plastischen Anteile des

Entoderms geliefert, der dem von den Vitellophagen durchfurchten Dotter aufliegt und ihn allmählich umwächst. Der plastische Anteil des Entoderms, welcher durch eine mittlere Einwucherung vom unteren Blatte entsteht, besteht bei den Insekten aus zwei durch einen dünnen medianen Zellstrang verbundenen epithelialen Anlagen an den Enden des auffallend gestreckten Gastrulamundes, der sich über die ganze Bauchseite des Embryos ausdehnt.

Nach der Ansicht einiger Forscher (Heymons u. a.) stellen ausschließlich die im Dotter sich findenden Vitellophagen das Entoderm der Insekten vor, während das Mitteldarmepithel dem ectodermalen Stomodaeum und Proctodaeum entstammen soll. Der Darmkanal der Insekten würde danach nur von Stomo- und Proctodaeum geliefert, die das abortiv werdende Entoderm (Vitellophagen) verdrängen und substituieren.

Was die Gastrulation bei discoidal sich furchenden Eiern betrifft, so erscheint sie auf eine kleine Stelle beschränkt. Der große Nahrungsdotter, der hier dem Blastoderm bloß anliegt, wird durch einen besonderen Umwachsungsprozeß erst später in den Darm des Embryos aufgenommen. Dieser Umwachsungsprozeß gehört meist nicht mehr zur Gastrulation, sondern ist ein sekundärer Vorgang.

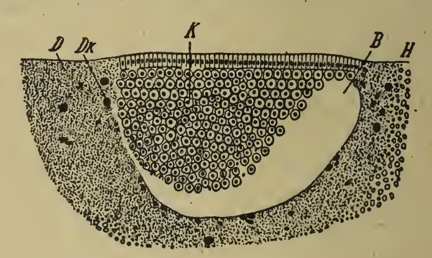


Fig. 203. Medianschnitt durch eine Keimscheibe (*K*) von *Pristiurus* im Blastulastadium (nach Rückert).

H Hinterende des Embryos, *B* Blastocoel, *D* Dotter, *Dk* Dotterkerne.

Auch in diesen Fällen lassen sich im Entoderm zwei Anteile unterscheiden, ein *plastischer* und ein *abortiver*, dessen Bedeutung in der Resorption des Nahrungsdotters liegt. So



Fig. 204. Medianschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus* im Gastrulastadium (nach C. Rabl), das Hinterende rechts.

Ec Ectoderm, *En* Entoderm, *O* Gastrulamund, *a* vorderer, *b* hinterer Rand desselben, *D* Dotter.

lösen sich beim *Skorpion* aus der Keimscheibe (Fig. 200) zunächst einige große Zellen ab, die dem Dotter aufliegen und deren rasche Größenzunahme mit der Dotterresorption zusammenhängt. Sie gehen später zugrunde. Das definitive Darmepithel entsteht aus der Keimscheibe durch Einwucherung oberhalb der abortiven Entodermzellen.

Bei den *Cephalopoden* stellen die unterhalb der Keimscheibe sich vorschiebenden, den Dotter umwachsenden Zellen, das sog. Dotterepithel, den abortiven Entodermanteil dar, während der plastische Teil, der das definitive Darmepithel liefert, durch eine Wucherung am Hinterrande der Keimscheibe entsteht (Teichmann) und dem Dotterepithel außen anliegt.

Gleiche Arbeitsteilung im Entoderm finden wir in der Entwicklung der dotterreichen Eier bei *Vertebraten.*

Die Gastrulation bei Vertebraten bietet eine Reihe von Übergängen. Bei den Amphibien (Fig. 201), welche den Ausgangspunkt hiebei bilden mögen, besteht die Wand der Blastula aus einem mehrschichtigen Epithel, welches an der vegetativen Seite mächtig verdickt ist; infolgedessen liegt die Furchungshöhle exzentrisch. Die Gastrulation erfolgt an einer Stelle des Äquators. Es bildet sich eine kleine, sichelförmige Einsenkung (der Urmund) (Fig. 202 *I*). An dem der späteren Dorsalseite entsprechenden Rande des Urmundes stülpen sich kleine Zellen zur Bildung des Urdarmes (Entoderms) ein, während die ventrale Wand des letzteren durch die großen dotterreichen Furchungszellen gebildet wird. Die vollständige Einstülpung dieser letzteren Entodermzellen vollzieht sich zugleich mit der Schließung des Gastrulamundes. Bei diesem Prozesse sehen wir, daß sich die kleinen, das Ectoderm repräsentierenden Zellen der Gastrula immer mehr an der Oberfläche ausbreiten. Die Überwachsung erfolgt ungleichmäßig derart, daß der Gastrulamund in Form einer Längsspalte (Fig. 202 *II*), und zwar in der Richtung von vorn nach hinten zum Verschlusse gelangt. Am hinteren Ende erscheint der Rest des Urmundes als kreisförmige Öffnung (sog. R u s c o n i-scher After), in welche ein Pfropf von Dotterzellen (Dotterpfropf) hineinragt. Die Schließungslinie ist an der Oberfläche als Rinne (Primitivrinne) (Fig. 202 *III*) ausgeprägt.

Von diesen Verhältnissen ausgehend, lassen sich jene der Vertebrateneier mit discoidaler Furchung verstehen.

Einen Typus repräsentieren die *Selachier.* Das Blastulastadium derselben (Fig. 203) zeigt eine kleine mehrschichtige Keimscheibe, welche am Rande in den großen, in diesem Teile kernhältigen Dotter übergeht, der auch den Boden des kleinen Blastocoels bildet. Die an der Keimscheibe kernführende Dotterkugel ist der großen dotterhältigen Zellmasse am vegetativen Pole der Amphibienblastula zu vergleichen, zeigt jedoch letzterer gegenüber keine Durchfurchung. Die Gastrulaeinstülpung erfolgt am Rande der Keimscheibe, an einer dem späteren Hinterende des Embryos entsprechenden Stelle (Fig. 204). Von hier setzt sich dieselbe seitlich im ganzen Umkreise der Keimscheibe, an Tiefe jedoch immer abnehmend, bis nach vorn fort. Von der Fläche besehen (Fig. 202 *IV*) erscheint die Einstülpungsöffnung in Gestalt einer sichelförmigen, hinten tiefsten Rinne am Rande der Keimscheibe. Zu der Bildung des Entoderms tragen auch die im angrenzenden Dotter gelegenen Dotterkerne bei, indem sie sich als Zellen individualisieren.

Somit entspricht bei den *Selachiern* der ganze Rand der Keimscheibe dem Urmund (C. R a b l, H a t s c h e k). Die Teile desselben verhalten sich jedoch verschieden. Nur der hintere Teil mit der tiefsten Einstülpung (Gastralentoderm, plastischer Anteil des Entoderms) liefert die Darmanlage, während seine übrigen Abschnitte (Dotterentoderm, abortiver Anteil

des Entoderms) den mächtigen Nahrungsdotter umwachsen. Die sichelförmige Rinne am Hinterende schließt sich zur Primitivrinne durch Verwachsung ihrer Ränder in der Längsachse des sich entwickelnden Embryos bis auf eine kleine Öffnung (Fig. 202 *V, VI*).

Die Schließung der Sichelrinne ist bereits beendet, bevor der Dotterentodermrand der Keimscheibe die große Dotterkugel umschlossen hat. Es trennt sich nunmehr bei den Selachiern der Dotterentodermrand vom Darm-

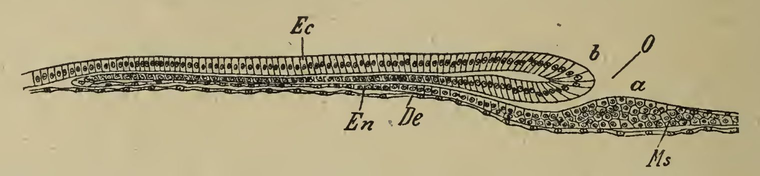


Fig. 205. Medianschnitt durch einen Embryo vom Gecko *(Tarentola)* im Gastrulastadium (nach Will), das Hinterende nach rechts gelegen.

Ec Ectoderm, *En* durch Einstülpung entstandenes Entoderm, *De* Dotterblatt des Entoderms, *O* Gastrulamund, *a* vorderer, *b* hinterer Rand desselben, *Ms* Mesoderm.

entodermrand (Sichelrinne) ab und bildet hinter der Embryonalanlage einen sich allmählich schließenden Ring (Fig. 202 *VI*). Dieser Ring, welcher einen abgeschnürten Teil des Urmundes vorstellt, ist am besten mit Balfour als *Dotterblastoporus* zu bezeichnen.

Der Gastrulation der sich discoidal furchenden Eier von Selachiern gegenüber bieten die Verhältnisse der gleichfalls discoidal sich furchenden Eier bei *Reptilien* und *Vögeln* einen besonderen abweichenden Typus insofern, als die Einstülpung hier nicht am Rande, sondern *innerhalb* der Keimscheibe, an einer Stelle in einiger Entfernung vor dem Hinterrande erfolgt *(Epigastrula,* C. Rabl) (Fig. 205 und Fig. 202 *VII*). Unterhalb dieser Einstülpung findet sich, dem Dotter dicht anliegend, eine Lage platter Zellen *(Dotterblatt, Paraderm* Kupffers, abortiver Entodermanteil), die dem Entoderm zuzurechnen ist und später auch in das durch Einstülpung entstandene Säckchen durchbricht. Der vordere Rand der Einstülpung ist morphologisch dem hinteren Einstülpungsrande der Keimscheibe bei Selachiern (der dorsalen Urmundlippe der Amphibien) gleichwertig, während der hintere Rand der Einstülpung bei Reptilien dem vorderen Urmundrande der Selachier (ventralen Urmundlippe der Amphibien) entspricht. Der Rand der Keimscheibe bei Reptilien und Vögeln besitzt keinerlei Homologie mit dem Gastrulamundrande; er ist ein sekundäres Gebilde und als *Umwachsungsrand* (O. Hertwig) zu bezeichnen, der die große Dotterkugel allmählich einschließt (Fig. 202 *VIII*).

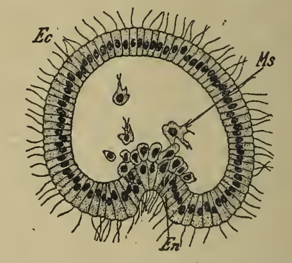


Fig. 206. Gastrula von *Holothuria tubulosa* mit vom Entoderm *(En)* auswanderndem Mesenchym *(Ms)*.

Ec Ectoderm (nach Selenka).

Die Gastrulation der dotterarmen Eier der *Säugetiere* bietet Erscheinungen dar, welche sich an die Verhältnisse bei Vögeln und Reptilien anschließen lassen und die Ansicht bestätigen, daß die kleinen Eier der Säugetiere aus großen dotterreichen Eiern durch Verlust des Nahrungsdotters hervorgegangen sind.

Einem verschiedenen Typus folgt die Gastrulation des discoidal sich furchenden *Skorpion*keimes. Der Rand der Keimscheibe entspricht nicht

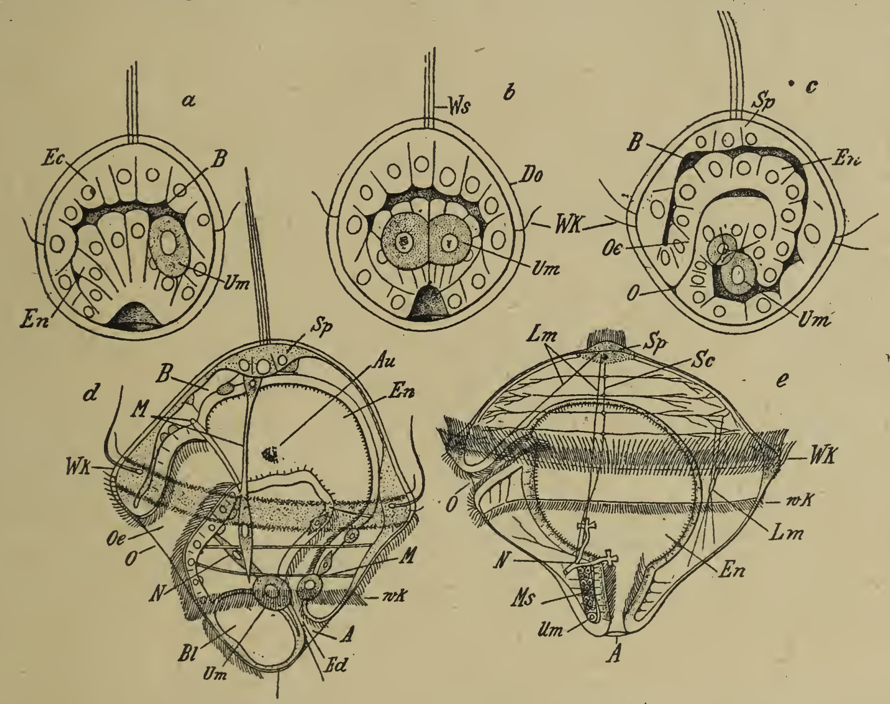


Fig. 207. *a—d* Entwicklungsstadien eines Anneliden, *Hydroides (Eupomatus) uncinata.* *a* Gastrula im Medianschnitt, *b* dieselbe im Frontalschnitt, *c* späterer Entwicklungszustand, *d* Trochophorastadium; *e* Trochophoralarve von *Polygordius* (nach Hatschek).

Ec Ectoderm, *En* Entoderm (Mitteldarm), *B* Blastocoel, *Um* Urmesodermzellen, *Do* Dottermembran, *Ws* apicaler Wimperschopf, *Sp* Scheitelplatte, *O* Mund, *Oe* Oesophagus, *Wk* präoraler, *wk* postoraler Wimperkranz, *Au* Auge, *M* Muskeln, *Lm* Längsmuskeln, *N* Nephridium (Pronephridium), *Ed* Enddarm, *A* After, *Bl* Blase, wahrscheinlich drüsiger Natur, *Ms* Mesodermstreifen, *Sc* Schlundkommissur.

dem Blastoporus, denn das Entoderm wird durch Einwucherung im hinteren Bereiche der Keimscheibe angelegt. Da die Keimanlage der späteren Ventralseite des Embryos entspricht, erfolgt die allmähliche Überwachsung des Nahrungsdotters nach der Dorsalseite zu, ist somit ein sekundärer Prozeß, der zur Gastrulation keinen Bezug hat. Der Rand der Keimscheibe ist ein *Umwachsungsrand* (Fig. 200).

2. *Mesodermentwicklung.* Mit Ausnahme der *Hydrozoen* läßt sich am Körper aller Metazoen zwischen Ectoderm und Entoderm eine dritte primitive Körperschichte unterscheiden, das *mittlere Keimblatt* oder *Mesoderm.* Es ist bei den *Coelenteraten* als mesenchymatische Zwischenschichte

ausgebildet und besteht bei den *Coelomaten* aus paarigen Mesepithelsäcken nebst Mesenchym.

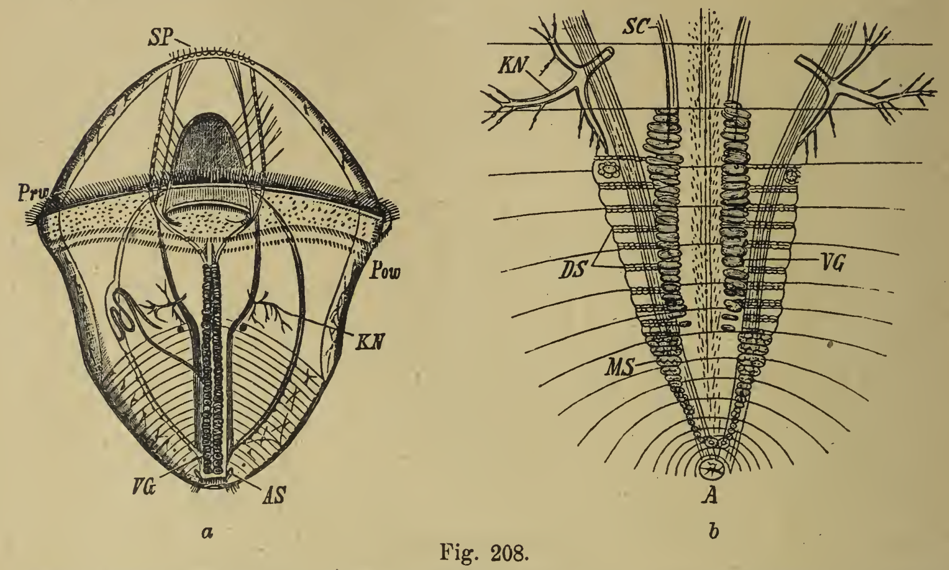


Fig. 208.

a Metatrochophoralarve von *Echiurus* von der Bauchseite (nach Hatschek). *Prw* präoraler, *Pow* postoraler Wimperkranz, *KN* Pronephridium (Kopfniere), *VG* ventraler Ganglienstrang, durch die lange Schlundkommissur mit der Scheitelplatte *(Sp)* verbunden, *AS* sog. Analschläuche. — *b* Bauchregion der *Echiurus*-Larve mit segmentiertem Mesodermstreifen *(MS)*, der mit einer Urzelle jederseits endet. *DS* Dissepimente der vorderen Rumpfsegmente, *SC* Schlundkommissur, *A* After.

Das Mesoderm ist keine genetisch einheitliche Bildung. Es ist ein dem Ectoderm entstammendes *Ectomesoderm* und ein aus dem Entoderm hervorgegangenes *Entomesoderm* zu unterscheiden.

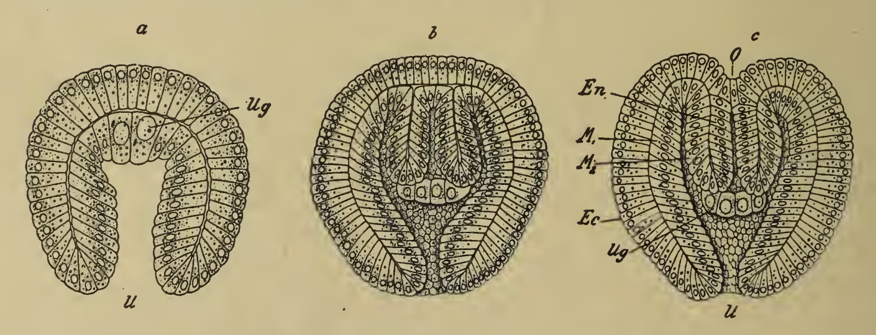


Fig. 209. Keimblätterbildung von *Sagitta* (nach O. Hertwig).

a Gastrula, *U* Urmund, *Ug* Urgeschlechtszellen. — *b* Bildung des Mesoderms, die vermehrten Urgeschlechtszellen sind aus dem Entoderm in das Gastrocoel gerückt. — *c* Späteres Stadium, bei dem der bleibende Mund *(O)* in Bildung begriffen ist. *En* Entoderm, *Ec* Ectoderm, M_1 somatisches, M_2 splanchnisches Blatt des Mesoderms.

Das mesenchymatische Mesoderm der *Coelenteraten* ist fast stets ein ectodermales und entsteht auf die Weise, daß einzelne Zellen des Ectoderms in die zwischen Ectoderm und Entoderm abgeschiedene gallertige Zwischensubstanz einwandern. Bei *Scyphozoen* soll das Mesenchym vom Ento-

derm stammen (Claus). Das Mesoderm der *Coelomaten*, das aus Mesepithel-(Coelom-)Säcken und einem von diesen aus entstehenden Mesenchym besteht, leitet sich vom Entoderm ab und ist daher ein *Entomesoderm*.

Doch ist bei den *Protostomiern* auch ein Ectomesoderm zu unterscheiden, das aus dem Ectoderm in der Umgebung des Stomodaeums herstammt. Es liefert eine geringe Menge primären Mesenchyms *(larvales Ectomesenchym)*. Den *Deuterostomiern* scheint es zu fehlen. Auch in späterer Zeit kann bei *Protostomiern* nach einer Anzahl von Beobachtungen vom Ectoderm Mesenchym geliefert werden *(sekundäres Ectomesenchym)*.

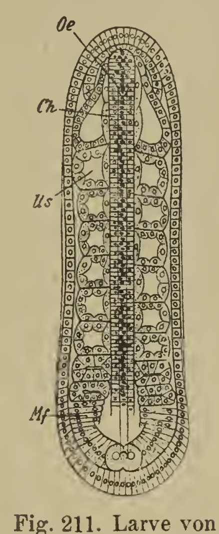


Fig. 211. Larve von *Branchiostoma (Amphioxus)* mit neun Mesodermsegmenten *(Us)* vom Rücken aus gesehen (nach Hatschek).

Mf Mesodermfalte, *Ch* Chorda dorsalis, *Oe* Öffnung des Nervenrohres nach außen.

Das eigentliche Mesoderm der Coelomaten, das Entomesoderm, entsteht vom Entoderm auf zweifache Weise: entweder 1. von einzelnen *„Urmesodermzellen“* aus, oder 2. durch *Faltung*, die auch durch solide Einwucherung vertreten sein kann.

Bei der Bildung des Mesoderms von Urmesodermzellen aus rücken vom hinteren Rande des Urmundes zwei symmetrisch gelegene Entodermzellen in das Blastocoel hinein (Fig. 207). Diese Art der Mesodermanlage findet sich bei *Anneliden, Mollusken*, einigen *Scoleciden* und *Crustaceen*. Aus jeder Urmesodermzelle entstehen durch fortgesetzte Teilung sowohl Mesenchymzellen, welche sich im Blastocoel verbreiten, als auch zwei anfänglich solide streifenförmige Zellmassen (sog. Mesodermstreifen) (Fig. 207 *e*), welche, indem sich in ihnen eine Höhle (Coelomhöhle) bildet, zu den Coelomsäcken werden. Bei den Anneliden entstehen den Metameren entsprechend, von vorn nach hinten fortschreitend, zahlreiche hintereinander folgende Coelomsäcke aus dem sich verlängernden und gliedernden Mesodermstreifen (Fig. 208). An Stelle einer einzelnen Urmesodermzelle jederseits kann eine größere Zahl von Urzellen die Mesodermanlage bilden *(Arthropoda)* (Fig. 198 *a*).

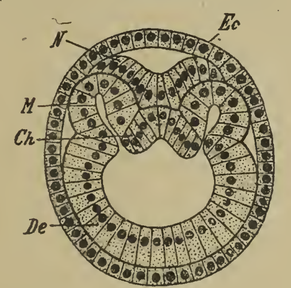


Fig. 210. Querschnitt durch einen Embryo von *Branchiostoma (Amphioxus)*, um die Bildung der Coelomsäcke *(M)* zu zeigen.

Ec Ectoderm, *N* Medullarplatte, *Ch* Chordaanlage, *De* Darmentoderm (nach Hatschek).

Die zweite Art der Mesodermanlage durch Faltung besteht darin, daß sich vom Entoderm durch das Auftreten zweier Längsfalten, durch Ausstülpung oder solide, sich später aushöhlende Wucherungen paarige Säcke bilden, die sich sodann abtrennen (Fig. 209). Es sind dies die Coelomsäcke. Die Coelomhöhle hängt hier ursprünglich mit der Urdarmhöhle zusammen. Das Mesenchym entsteht vom Epithel der Coelomsäcke aus. Diese

Art der Mesodermentwicklung findet sich bei *Chaetognathen, Coelomoporen* und *Chordoniern* (Fig. 210), auch *Brachiopoden.* Bei den *Vertebraten,* bei denen gleichwie bei den Anneliden eine den Metameren entsprechende Zahl von Coelomsäcken sich anlegt, entwickeln sie sich in der Reihenfolge von vorn nach hinten durch Abgliederung von einer ungegliederten Anlage, bei *Branchiostoma (Amphioxus)* (Fig. 211) hingegen entstehen die vorderen Paare der Coelomsäcke einzeln vom Urdarm.

Beide Arten der Mesodermentwicklung sowohl durch Urzellen als durch Abfaltung führen zu gleichartigen Organanlagen und erscheinen danach aufeinander beziehbar. Für diesen Fall ist wahrscheinlich die Mesodermbildung durch Abfaltung die ursprünglichere, von der aus jene durch Urmesodermzellen abzuleiten ist. Letztere repräsentiert dann den denkbar einfachsten Fall einer symmetrischen Mesodermanlage.

Indessen besteht auch die Ansicht, daß die beiden Arten der Mesodermanlage ganz verschiedenen Ursprung besitzen, indem im Gegensatze zu der entodermalen Mesodermanlage durch Faltung die Urmesodermzellen vom Ectoderm abzuleiten (Hatschek, K. C. Schneider) und diesbezüglich zwei gesonderte Tiergruppen an Stelle der Coelomaten zu unterscheiden sind.

Die weiteren Entwicklungserscheinungen.

Durch die gleichen Prozesse wie bei der Bildung des Entoderms und Mesoderms vollzieht sich auch während der weiteren Entwicklung die zunehmende Vervollkommnung des Körperbaues, nämlich: 1. durch Wachstumsvorgänge, 2. durch weiter fortschreitende histologische Differenzierung der den Körper aufbauenden Zellen infolge von Arbeitsteilung.

Was die Wachstumsvorgänge betrifft, so kommt das spezifische Wachstum der Zellen sowie die Zunahme der Zellen an Zahl durch Vermehrung in Betracht. Es zeigt sich, daß das Wachstum nicht in allen Teilen des Körpers ein gleichmäßiges ist, sondern einzelne Teile regeres Wachstum aufweisen. Als Folge davon erscheint bei Epithelien die Bildung von Faltungen, entweder nach innen durch Einstülpung oder nach außen durch Ausstülpung; auf ersterem Wege nehmen die mannigfachen Drüsenbildungen, die Sinnesorgane, auf dem Wege durch Ausstülpung die verschiedenartigen Anhänge des Körpers, wie Tentakel, Kiemen u. a., ihre Entstehung. Die durch Einstülpung entstandenen grubenförmigen Einsenkungen können sich als Säckchen oder Röhren vollständig abschnüren, wie dies bei der Entwicklung des Zentralnervensystems der Wirbeltiere und bei jener von Sinnesorganen der Fall ist. Statt der Einstülpung findet seltener Überschiebung einer Epithelstrecke durch die benachbarten Epithelteile statt.

An Stelle der Faltenbildung kann solide Wucherung des Epithels treten, die erst sekundär eine Aushöhlung erfährt. Im Falle eine derartige, als Verdickung des Epithels entstandene Organanlage zur Ablösung gelangt,

geschieht dies durch Abspaltung parallel zur Fläche des Epithels (Delamination).

Den soliden Wucherungen des Epithels ist die Bildung des Mesenchyms anzureihen, bei welchem die Zellen sich aber auflockern und den Charakter amöboider Zellen gewinnen. Umgekehrt können Mesenchymzellen sich sekundär wieder zu einem Epithel zusammenschließen.

Endlich sei der Verwachsung von Organen sowie der Bildung sekundärer Öffnungen gedacht. Als sekundärer Durchbruch des Darmes entstehen die Poren und das Osculum der *Spongien*, der After der *Protostomia* sowie der Mund der *Deuterostomia (Chordonia, Coelomopora* und *Chaetognatha).*

Die zweite Erscheinung, welche bei der Entwicklung der Metazoen auftritt, ist die histologische Differenzierung im Zusammenhange mit fortschreitender Arbeitsteilung.[1])

Die Zellen eines Metazoenorganismus behalten nicht in gleichem Maße die ursprünglichen Fähigkeiten der undifferenzierten Zelle, sie erscheinen auch nicht gleichartig differenziert. Wir sehen vielmehr die Zellkomplexe in verschiedener Richtung besonders befähigt und dementsprechend ausgebildet. Bestimmte Zellkomplexe sind besonders zur Verdauung, andere zur Bewegung, Empfindung, Fortpflanzung des Gesamtorganismus befähigt und üben ihre besondere Funktion in viel vollkommenerer Weise als die undifferenzierte Zelle aus. Die Arbeitsteilung ist aber nicht so zu verstehen, als ob die Zellen dabei die übrigen Fähigkeiten eingebüßt hätten. Eine Muskelzelle z. B. hat ihre Verdauung, Irritabilität, doch treten diese Funktionen der *Haupt*funktion gegenüber zurück; sie hat auch ihre Vermehrungsfähigkeit, dieselbe beschränkt sich jedoch auf die Bildung neuer Muskelzellen. Die Fähigkeit zu verdauen zeigen in hohem Maße die auch sonst primäre Eigenschaften besitzenden weißen Blutkörperchen, die als sog. Freßzellen oder *Phagocyten* (Metschnikoff) eine wichtige Rolle bei Resorptionserscheinungen im Körper, auch während der Ontogenie, spielen.

Nur die Genitalzellen, insbesonders die weiblichen, behalten den ursprünglichen Charakter mehr indifferenter Zellen bei, wenngleich auch sie, vor allem aber die Samenzellen, mit Bezug auf die besondere Leistung bei der Befruchtung in eigentümlicher Weise differenziert erscheinen. Die weiblichen Genitalzellen allein besitzen die Fähigkeit, den ganzen Organismus aus sich zu reproduzieren.

Das harmonische Zusammenwirken der verschiedenen Zellen eines Metazoenorganismus erklärt sich aus ihrer gemeinsamen Abstammung von der Genitalzelle. Die mannigfaltigen Fähigkeiten der Körperzellen sowie ihre verschiedenen Variationen erscheinen als Variationen und Weiterentwicklung desselben Eiplasmas, die sich erst infolge des Zusammenlebens vieler Zellen und ihrer wechselseitigen Beziehungen entfalten.

---

[1]) C. Grobben; Über Arbeitstheilung. Wien 1889.

In der gemeinsamen Abstammung liegen auch die gleichartigen Differenzierungsrichtungen, welche die Zellen eines Metazoenorganismus in morphologischer Hinsicht aufweisen, begründet, so beispielsweise die gleiche Form, welche alle Nadeln einer Spongie, alle Haargebilde eines Arthropoden, Vertebraten annehmen. Diese Erscheinung beruht auf einer Gleichartigkeit der Konstitution aller Zellen des Körpers, welche Hatschek als *Homoioplasie* bezeichnet hat.

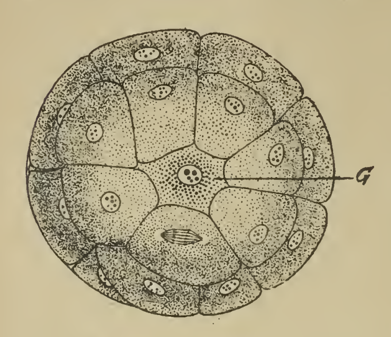


Fig. 212. Furchungsstadium von *Moina rectirostris* vom vegetativen Pol gesehen (nach Grobben). *G* Genitalzelle.

Was die Entwicklung der einzelnen Organe aus den Keimblättern anlangt, so entstehen aus dem Ectoderm die Hautbedeckung, das Stomodaeum und Proctodaeum, die Sinnesorgane und das Zentralnervensystem; aus dem Entoderm der Mitteldarm und dessen Anhangsorgane; aus dem Mesoderm bei *Coelomaten* die Muskulatur, die Bindesubstanzen, das Gefäßsystem, die Exkretionsorgane. Bei *Coelenteraten* sind Muskulatur und Stützgewebe meist Differenzierungen von Ecto- und Entoderm. Eine Sonderstellung nehmen die Genitalzellen ein, indem sie keinem der drei Keimblätter zuzurechnen sind. Sie sondern sich häufig früh (Fig. 212), zuweilen schon vor oder während der Keimblätterbildung ab; in vielen Fällen sind sie erst später unterscheidbar und scheinen dann einem bestimmten Keimblatt anzugehören. Sie liegen bei *Coelenteraten* im Mesenchym, Ectoderm oder Entoderm, bei *Coelomaten* stets im Mesoderm. Ihre Lage in dem betreffenden Keimblatte ist als sekundär anzusehen. Daß Genitalzellen aus Somazellen hervorgehen können, ist den neueren Erfahrungen gemäß nicht wahrscheinlich.

Bei reichlichem Nahrungsdotter kommt es zuweilen zur Entstehung eines *Dottersackes (Cephalopoden, Haie, Vögel, Säugetiere),* aus welchem die Dotterreste allmählich in den Körper des Embryos überführt werden, und der mit dem Verbrauche des Dotters schwindet. Auch bilden sich bei dotterreichen Eiern während der Entwicklung des Embryos häufig *Embryonalhüllen (Amnion, Serosa)* aus, welche vom Ectoderm aus ihre Entwicklung nehmen, den in den Dotter einsinkenden Embryo umgeben, schließlich rückgebildet oder abgestoßen werden. Embryonalhüllen treten beim *Skorpion*, bei *Insekten* (Fig. 199) und höheren Wirbeltieren (*Amnioten,* d. s. Reptilien, Vögel, Säugetiere) auf.

Direkte Entwicklung und Metamorphose.

Die embryonale Entwicklung wird im allgemeinen eine um so größere Komplikation bieten und um so längere Zeit für sich in Anspruch nehmen,

je höher die Organisation ist, welche der Embryo zu erreichen hat. Demgemäß werden die höheren Tierformen eine kompliziertere Embryonalentwicklung von weit längerer Zeitdauer als die niederen zu durchlaufen haben.

Die Jugendformen besitzen zur Zeit, wenn sie die Eihüllen verlassen, entweder im wesentlichen die Organisationsverhältnisse des Geschlechtstieres, oder sie weichen in Organisation und Körperform von der ausgebildeten Form ab und schlüpfen frühzeitig und auf einer niederen Organisationsstufe aus, sie durchlaufen postembryonal eine Reihe von Veränderungen bis zur Erreichung der Geschlechtsform. Im ersteren Falle nennen wir die Entwicklung eine *direkte,* im letzteren eine Verwandlung oder *Metamorphose* und bezeichnen den von der Geschlechtsform abweichenden Entwicklungszustand als *Larve.* Die Larve wächst im Anschlusse an die Bedürfnisse einer selbständigen Ernährung und Verteidigung, eventuell unter anderen Lebensbedingungen an einem ganz verschiedenen Aufenthaltsort und unter provisorischen Einrichtungen zu der Form des Geschlechtstieres aus.

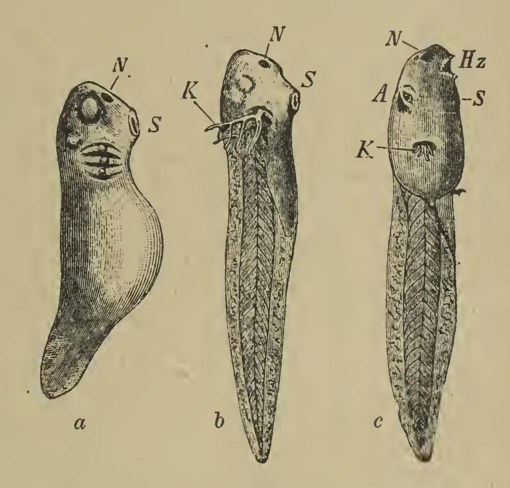


Fig. 213. Larvenzustände des Frosches (nach Ecker).

a Embryo vor dem Ausschlüpfen mit warzenförmigen Kiemenanlagen an den Visceralbögen, *b* Larve nach dem Ausschlüpfen, mit Kiemenbäumchen, *c* ältere Larve mit Hornschnabel und kleiner Kiemenspalte unter dem häutigen Kiemendeckel, mit inneren Kiemen. *A* Auge, *Hz* Hornzähne, *K* Kiemen, *N* Nasengrube, *S* Sauggrube.

Für die *Metamorphose* und die *direkte Entwicklung* erscheint in erster Linie die Quantität des dem Embryo zu Gebote stehenden Bildungs- und Nahrungsmateriales im Verhältnis zur Größe des ausgebildeten Tierleibes von Bedeutung (R. Leuckart). Die Tiere mit *direkter Entwicklung* bedürfen — und zwar im allgemeinen proportional der Höhe ihrer Organisationsstufe und Körpergröße — einer reicheren Ausstattung des Eies mit Nahrungsdotter oder besonderer akzessorischer Ernährungsquellen für den sich entwickelnden Embryo; sie entstehen daher entweder aus relativ sehr großen Eiern *(Flußkrebs, Cephalopoden, Elasmobranchier, Reptilien, Vögel),* oder wenn aus kleinen Eiern, unter fortwährender Zufuhr von Nahrungsstoffen (so bei *Hirudineen,* vielen *Oligochaeten* von Eiweiß aus den Kokons), zuweilen in inniger Verbindung mit dem mütterlichen Körper *(Salpen, Säugetiere).* Die Tiere dagegen, welche sich mittels *Metamorphose* entwickeln, entstehen durchwegs aus relativ kleinen Eiern und erwerben nach der Geburt selbständig das für ihre weitere Entwicklung notwendige Nährmaterial. Die Muttertiere jener bringen unter sonst gleichen Verhältnissen, unter Voraussetzung einer gleichen *Produktivität,* d. i. Erübrigung einer im Ver-

hältnisse zum Körpergewichte bestimmten Menge von Bildungsmaterial, eine nur geringe, die Muttertiere dieser aus der gleichen zur Fortpflanzung verwendbaren Menge von Zeugungsmaterial eine große Zahl von Nachkommen hervor; die Metamorphose erscheint daher als eine Entwicklungsform, welche die *Größe der Fruchtbarkeit,* d. i. die Zahl der aus einer gegebenen Bildungsmasse erzeugten Nachkommen, erhöht.

Metamorphose ist unter den Metazoen sehr verbreitet; sie findet sich bei *Spongiarien, Cnidarien, Scoleciden, Anneliden, Crustaceen, Milben, Insekten, Bryozoen, Brachiopoden, Mollusken, Enteropneusten, Echinodermen, Tunicaten* und *Amphibien.*

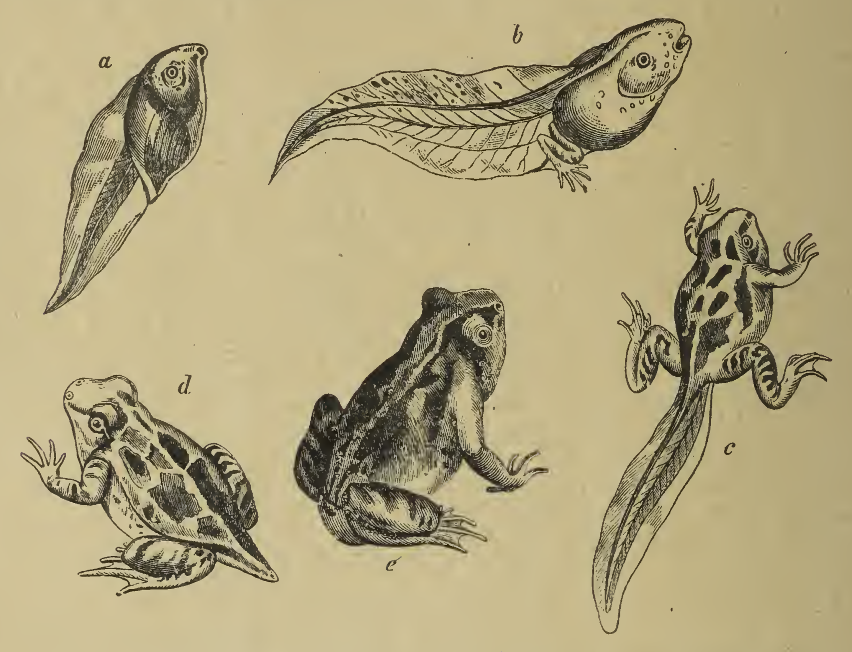


Fig. 214. Spätere Entwicklungsstadien der Knoblauchkröte *(Pelobates fuscus).*
a Larve noch ohne Extremitäten $^1/_1$, *b* ältere Larve mit hinteren Gliedmaßen $^1/_1$, *c* geschwänzte Larve mit beiden Gliedmaßenpaaren $^1/_1$, *d* junge Knoblauchkröte mit Schwanzstummel $^{1 \cdot 5}/_1$, *e* nach Verlust des Stummels $^{1 \cdot 5}/_1$.

Bei der Metamorphose werden häufig Teile des Larvenkörpers abgeworfen oder resorbiert und auch durch Regeneration, d. h. durch gleichwertige Neubildungen ersetzt. Die Resorptionsvorgänge *(Histolyse)* vollziehen sich meist unter Mitwirkung der früher genannten Phagocyten (Metschnikoff), welche die außer Funktion tretenden Teile aufnehmen und verdauen. Diese in größerem Umfange auftretenden Regenerationserscheinungen, welche entweder einzelne Anhänge des Körpers (Tentakel von *Phoronis*, Extremitäten bei *Crustaceen*), oder aber größere Teile des Körpers (wie in der Entwicklung der *Nemertinen, Echinodermen, Insekten*) betreffen, schließen sich an den steten Verbrauch und Ersatz von Gewebsteilen an, der allgemein verbreitet ist, und stellen abgekürzt verlaufende Umbildungsprozesse dar.

Als bekanntes Beispiel von Metamorphose diene jene der Frösche (Fig. 214) und Insekten. Aus den Eiern der Frösche schlüpfen geschwänzte, extremitätenlose Larven, sog. Kaulquappen aus. Sie erinnern durch den komprimierten Ruderschwanz und die Kiemenatmung, das einfache Herz sowie das Verhalten der von diesem ausgehenden Gefäßbogen an die Fische. In zwei kleinen kehlständigen Sauggruben, die als Haftorgane behufs Befestigung an Pflanzen dienen, sowie in einer die Mundöffnung bekleidenden Hornschneide besitzen diese Larven provisorische Einrichtungen (Fig. 213). Auch die auffallende Länge des spiralig aufgerollten Darmkanals sei hier bemerkt. Später bilden sich die äußeren Kiemenbäumchen zurück und werden durch neue, von einer Hautduplikatur überwachsene Kiemenblättchen ersetzt. Auch der Hautsaum des Schwanzes wird höher; es wachsen zunächst die hinteren Gliedmaßen hervor, während die vorderen, wenngleich keineswegs später angelegt, noch längere Zeit unter der Körperhaut versteckt bleiben und erst später nach außen durchbrechen. Inzwischen haben sich auch die Lungen als Anhänge des Vorderdarmes entwickelt und als Atmungsorgane die Kiemen verdrängt, die Duplizität des Herzens (Vorhofes) und Kreislaufes ist zur Ausbildung gelangt und der Hornschnabel abgeworfen. Schließlich erfolgt die allmähliche Rückbildung des Schwanzes bei dem Übergange der im Wasser lebenden Larve zu dem am Lande lebenden ausgebildeten Formzustand.

Die Metamorphose der meisten Insekten, der Wassermilben und der *Cirripedien* ist durch ein auf das Larvenstadium folgendes sog. *Puppenstadium* ausgezeichnet, in welchem keine Nahrungsaufnahme erfolgt und weitgehende histolytische Prozesse und Regenerationsvorgänge stattfinden. Die *Puppe* stellt eine Art zweiten Embryonalzustandes vor Erreichung des *Imago*stadiums, d. i. der Geschlechtsform vor.

Es erscheint die Auffassung begründet, daß die Metamorphose eine ursprüngliche Entwicklungsform ist. In der größeren Zahl der Fälle ist auch aus der Metamorphose (*primäre* Metamorphose) die direkte Entwicklung hervorgegangen. Seltener ist umgekehrt aus der direkten Entwicklung die Metamorphose hervorgegangen (*sekundäre* Metamorphose), wie bei *Crustaceen, Insekten.* Die Larvenformen der primären Metamorphose werden als *phyletische (palingenetische)* Larvenformen, jene der sekundären Metamorphose als *caenogenetische* bezeichnet. Phyletische Larvenformen sind auf Stammformen beziehbar. Bei caenogenetischen Larvenformen ist dies nicht der Fall; sie erscheinen als Erwerbungen innerhalb der betreffenden Tiergruppe. Sie können zuweilen phyletische Charaktere tragen, wie umgekehrt als Anpassungen an die besonderen Lebensverhältnisse palingenetische Larven caenogenetische Charaktere aufweisen können. Die Larve der Anneliden (Trochophoralarve Fig. 207 *d, e*) ist eine phyletische Larvenform, die Larve (Raupe) des Schmetterlings eine caenogenetische, mit Bezug auf ihre Wurmähnlichkeit jedoch einen palingenetischen Charakter aufweisend.

Die Metamorphose ist zuweilen eine sog. *rückschreitende (regressive)*, wie bei infolge von Parasitismus im geschlechtsreifen Zustande rückgebildeten Tierformen.

Auch bei einigen Protozoen kann man von Metamorphose sprechen, so bei den festsitzenden wimperlosen, mit Saugröhrchen versehenen *Suctoria*, deren Jugendformen mit Wimpern versehen frei umherschwärmen.

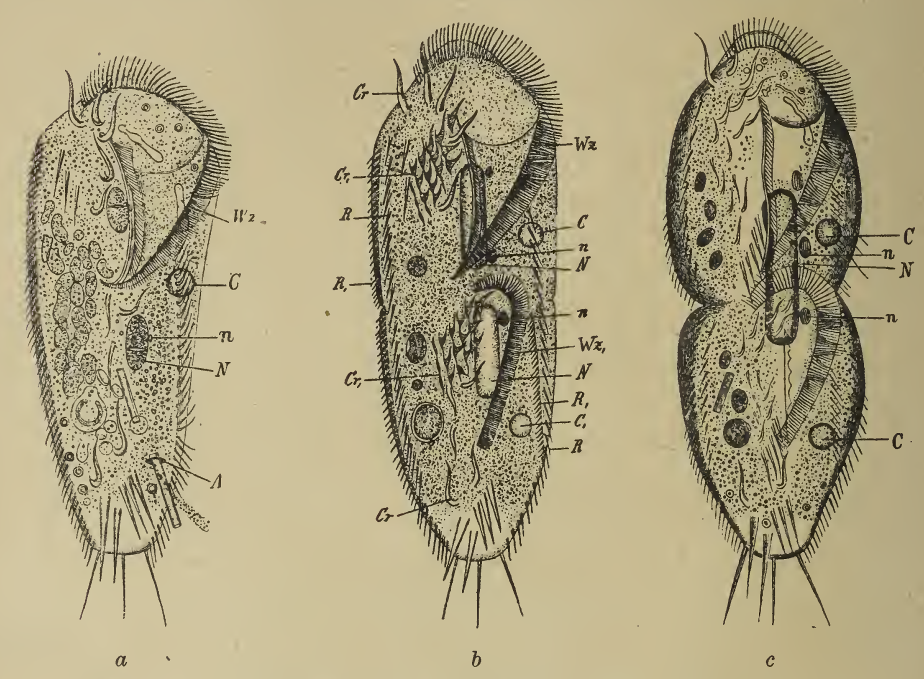


Fig. 215. Teilungsvorgang vom *Stylonychia mytilus* (nach Stein).

a ein Tier von der Bauchfläche gesehen. *Wz* adorale Wimperzone, *C* contractile Vacuole, *N* Macronucleus, *n* Micronucleus, *A* Cytopyge. — *b* ein Tier in Teilung. *R* Randwimpern, *Cr* Bauchcirren, *R,* die neuen Randwimpern, *Cr,* die Anlagen der neuen Bauchcirren der Teilsprößlinge, *Wz,* die neugebildete adorale Wimperzone, *C,* die neugebildete contractile Vacuole des hinteren Teilsprößlings. — *c* Späteres Teilungsstadium mit starker Einschnürung zwischen den Teilsprößlingen. Die neugebildeten Wimpern und Bauchcirren beginnen in ihre definitive Stellung zu rücken.

Entwicklung bei Teilung und Knospung.

Bei der Teilung und Knospung (Sprossung) geht die Anlage des neuen Individuums von den Organen, bezw. den Gewebsschichten des elterlichen Körpers aus, die embryonalen Charakter annehmen und lebhaft wuchern. Im übrigen verlaufen die sich weiter abspielenden Entwicklungsvorgänge im allgemeinen wie bei der Entwicklung des Embryos aus dem Ei, gegenüber letzterer jedoch stark verkürzt und stets unter Wegfall larvaler Organe.

Die Teilung sowohl als Knospung hängt mit dem *Regenerationsvermögen*[1]) zusammen, d. h. der Fähigkeit, verloren gegangene Teile durch

[1]) Th. H. Morgan, Regeneration. New-York 1901. Aus d. Engl. übers. etc. von M. Moszkowski. Leipzig 1907. E. Korschelt, Regeneration und Transplantation. Jena 1907.

Neubildung zu ersetzen. Regenerationsvermögen findet sich bei allen Lebewesen in dem Ersatz der ständig während des Lebensprozesses verbrauchten Körperteile, wie z. B. von Plasmateilchen eines Protozoon, oder bei dem Ersatz der Epidermiszellen der Wirbeltiere. Der Körper der Tiere vermag aber auch größere oft ganze Organkomplexe betreffende Verluste zu ersetzen. Desgleichen kann das Regenerationsvermögen zu einem raschen Ersatz der alten Teile dienen, wie vielfach in der Embryonalentwicklung. Die Regeneration geht *typisch* von den gleichen Organen, bezw. Gewebsschichten des elterlichen Körpers aus.

Indessen gibt es bei Metazoen auch sog. *atypische Regeneration;* so wird nach Nusbaum und Oxner bei Restitution darmloser Kopfabschnitte von *Lineus* (einer Nemertine) der embryonal aus dem Entoderm entstehende Darm aus mesodermalen Parenchymzellen aufgebaut. Desgleichen erfolgt die Regeneration des Köpfchens von *Pedicellina* sowie des Darm- und Tentakelapparates der *Bryozoen* (Ectoprocten) atypisch in gleicher Weise wie die Knospenanlage.

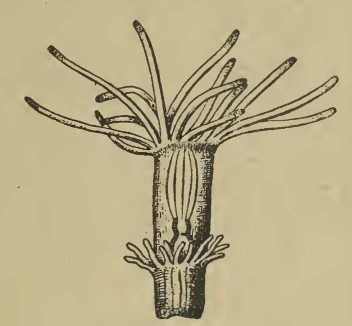


Fig. 216. *Gonactinia prolifera* in Querteilung (nach M. Sars). 7/1

Bei den Protozoen ist das Regenerationsvermögen ein sehr großes. Teilstücke einer Amöbe, eines Infusors regenerieren sich, sofern noch ein Teil des Kernes in dem Teilstücke sich findet.

Unter den Metazoen ist das Regenerationsvermögen ein sehr verschieden hohes. Bei nieder stehenden Formen, wie beim Süßwasserpolypen *(Hydra),* ist es sehr groß. Wie schon Trembleys berühmt gewordene Versuche zeigten, ergänzt sich ein kleines Stück des geteilten Polypen zu einem vollständigen Tier. Desgleichen wird bei *Spongien, Lucernariiden* und *Actinien* ein lebhaftes Regenerationsvermögen beobachtet. Bei vielen höher differenzierten Metazoen, wie *Turbellarien, Entoprocten, Nemertinen, Anneliden* (Regenwurm), *Bryozoen, Seesternen, Crinoideen, Ascidien,* ist die Regenerationsfähigkeit gleichfalls noch sehr groß. Abgetrennte Stücke des Rumpfes der genannten Tiere werden vollständig wieder ergänzt. Bei Würmern können abgetrennte Vorder- wie Hinterkörper regeneriert, bei Seesternen nicht bloß ein abgebrochener Arm, sondern in manchen Fällen von einem einzelnen abgelösten Arm aus die ganze Scheibe mit allen übrigen Armen neugebildet, wodurch die sog. Kometenform des sich regenerierenden Seesternes entsteht, bei *Pedicellina* das Köpfchen vom Stiel aus neu ergänzt werden. Dagegen ist das Regenerationsvermögen der *Arthropoden* ein viel eingeschränkteres. Die Crustaceen und Araneiden, auch Myriapoden und Chilopoden vermögen nicht mehr wie die Würmer ganze Strecken des Rumpfes neu zu bilden, doch können Extremitäten regeneriert werden. In ähnlicher Weise ist bei *Mollusken* das Regenerationsvermögen auf die Neubildung von Tentakeln beschränkt. Unter

den Vertebraten zeigen Knochenfische ein ziemlich hohes Regenerationsvermögen, indem entfernte Teile des Kiemendeckels und der Flossen wiederhergestellt werden. Bei *urodelen Amphibien* erscheint das Regenerationsvermögen am größten, bei Wassersalamandern sehen wir verloren gegangene Extremitäten, auch den Schwanz regeneriert werden. Unter den *Reptilien* wird der leicht abbrechende Schwanz vieler Eidechsen regeneriert, allerdings an Stelle der Wirbelsäule bloß ein einfacher Knorpelstab gebildet und die Beschuppung meist unvollkommen regeneriert. Bei Säugetieren und Vögeln beschränkt sich dieses Vermögen auf den Ersatz verloren gegangener Gewebsteile (Wundheilung).

Aus dieser kurzen Übersicht ergibt sich, daß das *Regenerationsvermögen im allgemeinen mit zunehmend höherer Differenzierung des Organismus abnimmt.* Damit befindet sich das größere Regenerationsvermögen bei Embryonen und jungen Tieren auch da, wo die erwachsene Form kein Regenerationsvermögen zeigt, im Einklang. In demselben Zusammenhange steht ferner die Tatsache, daß die Fortpflanzung durch Teilung und Knospung nur bei niederen Tieren auftritt und sich häufig an Embryonen und jugendlichen Formen vollzieht.

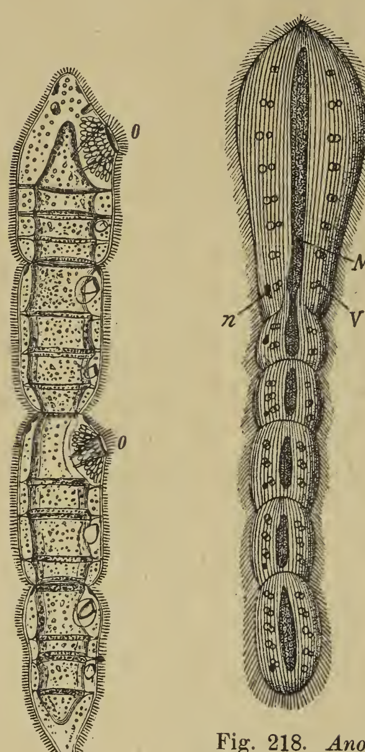


Fig. 217. *Microstomum lineare* (nach v. Graff). ca. $^{12}/_1$

Eine durch Teilung entstandene Kette. *O, O'* Mundöffnungen.

Fig. 218. *Anoplophrya nodulata (Monodontophrya prolifera)* in serialer Teilung (nach Schuster).

N Makronucleus, *n* Mikronucleus, *V* pulsierende Vakuolen. ca. $^{260}/_1$

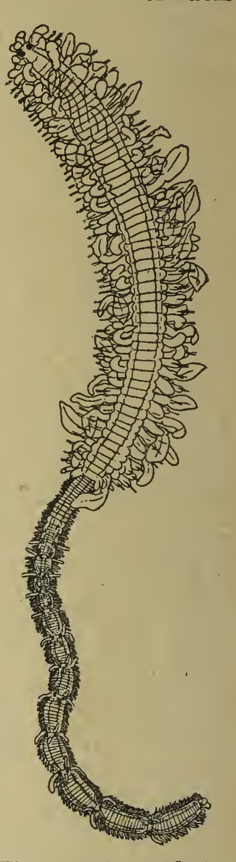


Fig. 219. *Myrianida fasciata* mit durch seriale Teilung (Strobilation) entstandenen Junger (Original). $^{10}/_1$

Was die Teilung betrifft, so unterscheiden wir:

1. *Teilung mit nachfolgender Regeneration (Schizogonie).*

Diese findet sich bei Protozoen *(Flagellaten),* unter den Metazoen als Querteilung bei einigen Würmern (viele *Tricladen, Lumbriculus, Ctenodrilus*

monostylus), als Längsteilung bei einigen Seesternen *(Ophiactis virens, Asterias tenuispina, Linckia multiforis)*. In allen diesen Fällen sehen wir, daß ein Individuum in zwei oder mehrere Teile zerfällt und an den Teilstücken nachträglich die fehlenden Abschnitte durch Regeneration von den betreffenden Organen aus neu entstehen.

2. *Teilung mit vorzeitiger Regeneration (Strobilation).*

Teilung tritt als Querteilung und Längsteilung bei Protozoen auf. Sie findet sich unter den Metazoen als Längsteilung bei *Spongien, Actinien,* als



Fig. 220. Längsschnitt von *Hydra* in Knospung (nach Aders).

Kn Knospe, *m* Mund, *Ov* Ovarium, *t* Hoden, *te* Tentakel, *fp* Fußscheibe.

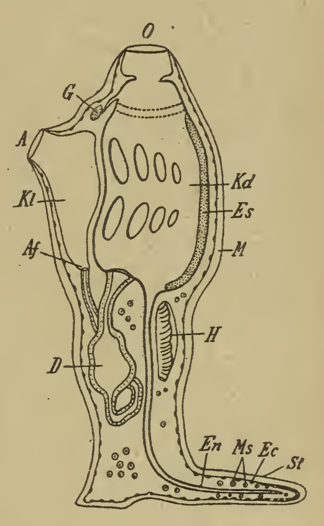


Fig. 221. Junge *Clavelina* mit Stolo prolifer (schematisiert, mit Benützung von Figuren von Seeliger u. C. Heider).

O Mund, *Kd* Kiemendarm, *Es* Endostyl, *D* Darmkanal, *Af* After, *Kl* Kloakenraum, *A* Egestionsöffnung, *G* Gehirnganglion, *H* Herz, *St* Stolo prolifer, *Ec* Ectoderm, *En* entodermaler Fortsatz vom Kiemendarm ausgehend (Epicardium), *Ms* Mesoderm, *M* Mantel.

Querteilung bei Scyphozoen *(Gonactinia prolifera,* Scyphostomastadium der Scyphomedusen), gewissen *Turbellarien (Microstomiden),* einigen Anneliden *(Sylliden, Nais, Chaetogaster)* sowie Ascidien *(Amaroucium proliferum)*.

In diesem Falle tritt Regeneration ein, ehe sich die Teilstücke als Individuen trennen. Bei *Stylonychia* (Fig. 215) als Beispiel für die Protozoen beobachten wir, daß bei dem noch in Teilung begriffenen eingeschnürten Individuum am vorderen Teilstücke die hintere Körperregion angelegt wird, am hinteren Teilstücke der vordere Körperabschnitt mit der neuen adoralen Wimperzone zur Anlage kommt.[1] Interessant ist, daß hier, wie bei den hypotrichen Infusorien überhaupt, eine totale Renovation des Wimper-

kleides eintritt, indem neue Wimpern angelegt und die alten resorbiert werden, auch die alte Pellicula sowie das Peristom des mütterlichen Individuums eine teilweise Erneuerung erfahren. Es scheint übrigens bei der Teilung aller höher differenzierten Protozoen eine teilweise Rückdifferenzierung mit nachfolgender Regeneration einzutreten.

In gleicher Weise sehen wir bei *Gonactinia* (Fig. 216) den Polypen durch eine ringförmige Furche sich in zwei Teile einschnüren, jedoch schon vor Ablösung des oberen Teiles, der den Tentakelkranz und das Magenrohr des ungeteilten Individuums übernimmt, am unteren Teilstücke mit der Fußscheibe sich den Tentakelkranz und das Magenrohr neu bilden, während am oberen Teile die Fußscheibe neu entsteht. Ebenso bilden sich am Körper der früher angeführten Würmer, die späteren Teilungsstellen bezeichnend, Regenerationszonen aus, aus denen je ein Hinterabschnitt der vorderen Teilhälfte und ein Vorderabschnitt der hinteren Teilhälfte entsteht (Fig. 217). Bei Anneliden sehen wir an den Regenerationszonen sich eine Anzahl neuer Segmente zu gleicher Bestimmung entwickeln.

Die Teilung mit vorhergehender Regeneration ist häufig eine rasch fortgesetzte. Auf diese Weise entstehen Ketten von Individuen; das Auftreten der neuen Teilungen ist ein gesetzmäßiges, bei verschiedenen Formen jedoch abweichendes. Die Teilzonen wiederholen sich entweder regelmäßig an jedem Teilstück (Fig. 217) oder bloß am ersten Individuum, welchem dann eine abgestufte Reihe jugendlicher Individuen anhängt. Letztere Teilung wird als *seriale* Teilung oder auch als *Strobilation* bezeichnet (Fig. 219); sie findet sich auch bei Protozoen, z. B. *Anoplophrya* (Fig. 218). Zuweilen kann sich die seriale Teilung an den beiden ersten Teilstücken wiederholen.

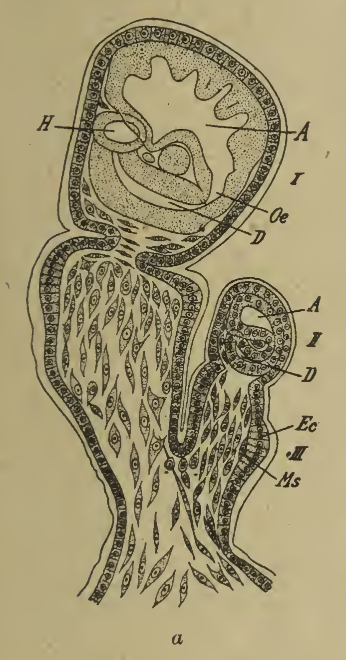
Teilung wurde von K l e i n e n b e r g regelmäßig bei Embryonen von *Lumbricus trapezoides* beobachtet; sie erfolgt nach dem Gastrulastadium. Es entstehen auf diese Weise aus einem Ei stets zwei Embryonen, die sich beide weiter entwickeln; wir haben es somit hier mit regelmäßiger Zwillingsbildung zu tun. Eine regelmäßige Viellingsbildung *(Polyembryonie)* findet sich bei einigen parasitischen Hymenopteren *(Ageniaspis [Encyrtus] fuscicollis, Platygaster minutula [Polygnotus minutus])* durch Zerfall eines Keimes im Morulastadium und bei manchen Gürteltieren *(Tatus hybridus* und *T. novemcinctus)* durch Teilung der Keimanlage nach Bildung der Keimblätter; dabei entstehen bei den Gürteltieren 7—12, bezw. 4 Embryonen. In allen Fällen sind die auf solche Weise hervorgegangenen Embryonen gleichen Geschlechts. Auch sonst tritt bei den Wirbeltieren ausnahmsweise Längsteilung im Embryo ein, welche zu Doppelmißbildungen oder Zwillingen führt.

Knospung. Sie findet sich bei *Protozoen, Cnidarien,* einigen *Spongiarien (Lophocalyx, Donatia),* den *Entoprocten,* den *Bryozoen* und *Tunicaten.*

Bei *Spongiarien* kann Knospung an jeder Stelle des Körpers erfolgen, bei *Cnidarien* ist noch ein großer Teil der Körperwand zur Bildung von

Knospen befähigt. An dem Aufbau der Knospen beteiligen sich die Gewebsschichten des Körpers des elterlichen Individuums (Fig. 220); dieselben bilden eine Ausbuchtung und zeigen embryonalen Charakter. Bei den Coelomaten dagegen, so bei den *Tunicaten*, den *Entoprocten* und den *Bryozoen (Ectoprocten)*, entstehen die Knospen nur an einem bestimmten Abschnitte des Körpers, einem *Stolo prolifer*, der im Jugendstadium angelegt wird und an dem unter gleichzeitiger Verlängerung fortgesetzt neue Knospen serial entstehen. Bei *Perophora* und anderen Ascidien baut sich dieser Stolo (Fig. 221) auf 1. aus einer Ausstülpung des Hautepithels (Ectoderm), 2. einer zu einer Membran abgeplatteten Ausbuchtung des Kiemendarmes (Entoderm) und 3. aus Mesenchymzellen (Mesoderm) zwischen beiden. Es sind somit alle Keimblätter in besonderen Anlagen vertreten. Ebenso enthält der Stolo prolifer der *Salpen* die Anlage aller drei Keimblätter. Sehr kompliziert gestaltet sich der Stolo bei *Doliolum*, indem hier der entodermale Darm, der (ectodermale) Kloakenraum, das Zentralnervensystem, das Mesoderm und die Genitalzellen durch besondere Anlagen vertreten sind, wozu noch der epitheliale Überzug des Stolos als Anlage des Hautepithels hinzutritt. Die Knospenanlage erfolgt hier typisch und atypisch gemischt, da die Nervensystemanlage mesodermal sein soll (N e u m a n n).

Außer diesen Fällen typischer Knospung gibt es auch eine *atypische* Knospung, das heißt eine solche, bei welcher die Anlage der Knospe nicht alle Keimblätter enthält, sondern vereinfacht erscheint und Organe der Knospe gleichwie bei der atypischen Regeneration aus einem anderen Keimblatte als bei der Embryonalentwicklung entstehen.



a b

Fig. 222.

a Das knospende Ende eines Stockes von *Pedicellina* (nach Seeliger kombiniert). *III* erste Knospenanlage; *II* ältere Knospenanlage, bei welcher Atrium *(A)* und Darm *(D)* sich sondern; *I* weiter vorgeschrittenes Stadium. — *b* Junge Knospe mit Darm-Atriumanlage *(AD)*, zwischen *III* und *II* stehend. *Ec* Ectoderm, *Ms* Mesoderm, *A* Atrium, *D* Mitteldarm, *Oe* Oesophagus, *H* Enddarm.

Derartige Fälle atypischer Knospung bieten die *Margeliden (Rathkea, Lizzia)* unter den Hydroidmedusen, die *Bryozoen, Pedicellina* sowie einige *Ascidien*. Nach C h u n geht die Knospenanlage am Magen der *Margeliden* ausschließlich aus dem Ectoderm hervor, welches auch das Entoderm der Knospe liefert. Unter den *Ascidien* entsteht bei einigen *(Botryllidae, Styelidae)* das Innenblatt der Knospe vom Ectoderm (Peribranchialepithel) aus. Da das Innenblatt auch den im Embryo entodermal entstandenen Darm

liefert, so ergibt sich, daß in den genannten Fällen der Darm dem Ectoderm entstammt.

Bei *Pedicellina* (Fig. 222) und den *Bryozoen* besteht der Stolo bloß aus einer Ausstülpung der Haut (Ectoderm) und aus Mesoderm (Mesenchymzellen). Der Darm wird für jede an dem sich verlängernden Stolo entstehende Knospe durch eine besondere Einstülpung, die gemeinsame Anlage von Darm und Atrium, vom Ectoderm aus angelegt (Seeliger).

Die als *Statoblasten* bei den Süßwasserbryozoen bekannten inneren Knospen entwickeln sich an dem sog. Funiculus dieser Tiere. Es erfolgt die Anlage der Knospe in gleicher Weise wie bei der äußeren Knospung atypisch bloß durch Ecto- und Mesodermzellen. Die in einem Funiculus enthaltenen Statoblasten entstehen durch Teilung von der ersten Knospenanlage aus, welche sich demnach als ein innerer Stolo prolifer erweist.

Die Fälle atypischer Knospung, die sich jenen atypischer Regeneration anschließen, beweisen nichts gegen die Lehre von der Homologie der Keimblätter; sie zeigen bloß, daß in den Körperzellen noch viele andere Fähigkeiten ruhen, welche unter besonderen Umständen, wie Regeneration und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, zutage treten.

Gemmulae der Spongien.

Einen eigenartigen Keimkörper stellen die *Gemmulae* vor, die bei Süßwasserschwämmen *(Spongillidae)* bekannt sind; ähnliche Fortpflanzungskörper kommen auch bei einigen marinen Schwämmen (*Suberites* u. a.) vor. Die Gemmulae (Fig. 223) entstehen gegen den Herbst zu im Mesenchym des Spongienkörpers durch kugelige Anhäufung von Mesenchymzellen, deren äußerste Lage sich zu einem Epithel anordnet. Aus letzterem geht die feste Hülle der Gemmula hervor. Die fertige Gemmula erweist sich als ein Haufen undifferenzierter, mit Nahrungsdotter erfüllter Zellen, der von einer dicken Hülle umschlossen wird. Die Hülle setzt sich aus einer inneren Cuticula, einer mittleren mehr lockeren, lufthaltigen Abscheidung mit eingelagerten Kieselnadeln, welche in die sich entwickelnde Hülle mit ihren Bildungszellen einwandern, und einer äußeren Cuticula zusammen. An einer Stelle wird die Hülle durch einen Porus unterbrochen, der jedoch von einer Membran verschlossen ist. Im Frühjahr schlüpft die innere Zellmasse durch den Porus aus und differenziert sich in kurzer Zeit zu einem kleinen Schwamm.

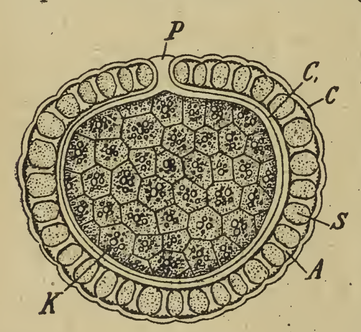


Fig. 223. Schnitt durch die Gemmula von *Ephydatia fluviatilis* (nach Vejdovský).
K Keimkörper. *C* äußere, C_1 innere cuticulare Schichte, *S* Schichte mit den Kieselnadeln (Amphidisken *A*), *P* Porus.

Mit Rücksicht auf ihre Anlage kann die Gemmula nicht als Knospe bezeichnet werden. Dieselbe ist vielmehr als embryonal gewordene Partie von Mesenchymzellen anzusehen, die sich zur mütterlichen Form differenziert.

Stockbildung. Diöcie.

Die durch ungeschlechtliche Fortpflanzung von einem Individuum erzeugten Nachkommen bleiben sehr häufig miteinander in Verbindung. Einen solchen organischen Verband von Individuen bezeichnen wir als *Tierstock (Cormus).* Cormenbildung findet sich bei Protozoen *(Radiolarien, Flagellaten, Vorticelliden)* sowie unter den Metazoen bei *Spongiarien, Cnidarien* (Fig. 224, 225), *Entoprocten, Bryozoen (Ectoprocten), Tunicaten.* Die Cormen sind in der Regel festsitzend, seltener freischwimmend *(Radiolarien,* einige *Flagellaten, Siphonophoren, Pyrosomen).* Die in einem Stock vereinigten Individuen sind entweder geichartig *(homomorph)* ausgebildet oder haben sich im Zusammenhange mit Arbeitsteilung verschiedengestaltig entwickelt *(polymorpher* Tierstock). Polymorphismus der Individuen findet sich bei Cormen von *Bryozoen,* von *Hydrozoen* und von *Doliolum.* Unter den Hydrozoen bieten die *Siphonophoren* das bekannteste Beispiel, an welchem Leuckart die Erscheinung des Tierstockes und des Polymorphismus erörterte. Hier finden sich Nährindividuen, Taster, lokomotive Individuen und besondere Individuen mit den Fortpflanzungsorganen im Zusammenhange mit Arbeitsteilung derart abgeändert, daß sie sich physiologisch wie Organe eines Individuums verhalten.



Fig. 224. Zweig eines Stöckchens von *Corallium rubrum* (Edelkoralle) (nach Lacaze-Duthiers). $^{1.5}/_{1}$
P einzelnes Polypenindividuum.

Während in der Regel männliche und weibliche Geschlechtsindividuen auf demselben Stocke vorkommen, gibt es Fälle, in denen bei stockbildenden Metazoen männliche und weibliche Individuen auf verschiedene Stöcke verteilt sind, so daß ein Stock ausschließlich männliche, der andere bloß weibliche Geschlechtsindividuen produziert. Diese Trennung des Geschlechtes bei Metazoenstöcken wird als *Diöcie* bezeichnet. Diöcisch sind *Podocoryne, Tubularia, Apolemia uvaria, Diphyes acuminata* unter den Hydrozoen, die *Pennatuliden* unter den Anthozoen.

Generationswechsel.

In einigen Fällen wird der Lebenszyklus der Art durch zwei oder mehrere mit einander alternierende Generationen repräsentiert, die bei verschiedener Gestaltung und Organisation unter abweichenden Bedingungen leben und sich in der Regel in verschiedener Weise fortpflanzen. Eine solche Entwicklungsform wird als *Generationswechsel* bezeichnet. Vom Dichter Chamisso[1]) an den Salpen entdeckt, jedoch länger als zwei Dezennien unbeachtet geblieben, wurde der Generationswechsel von J. Steenstrup[2]) wieder entdeckt und an der Fortpflanzung einer Reihe von Tieren *(Medusen, Trematoden)* als Entwicklungsgesetz erörtert.



Fig. 225. Zweig eines Stöckchens von *Bougainvillia fruticosa* (nach Allman). *P* Polyp, *M* Meduse vor dem Freiwerden, *K* Medusenknospe. $^8/_1$

Man unterscheidet zwei Arten des Generationswechsels: 1. die *Metagenese*, 2. die *Heterogonie*.

Die *Metagenese* ist der gesetzmäßige Wechsel einer geschlechtlichen mit einer oder mehreren ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen; und zwar erzeugen die Geschlechtstiere Nachkommen, welche von ihren Eltern zeitlebens verschieden bleiben und auf ungeschlechtlichem Wege als *Ammen* eine Brut hervorbringen, die entweder zur Organisation und Lebensweise der Geschlechtstiere zurückkehrt oder sich abermals ungeschlechtlich vermehrt und erst in ihren Nachkommen zu den Geschlechtstieren zurückführt. Im letzteren Falle nennt man die erste Generation der Ammen die *Großammen*.

Metagenese findet sich bei *Hydrozoen*, den Scheibenquallen *(Scyphomedusen)*, *Salpen*, bei der Annelidengattung *Autolytus* sowie einigen Bandwürmern *(Taenia coenurus, T. echinococcus)*. Die Entwicklung der zwei,

---

[1]) Adalbert de Chamisso, De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana in circumnavigatione terrae auspicante comite N. Romanzoff duce Ottone de Kotzebue annis 1815, 1816, 1817, 1818 peracta. Fasc. I. De salpa. Berolini 1819.

[2]) Joh. Jap. Sm. Steenstrup, Über den Generationswechsel etc., übers. von C. H. Lorenzen. Kopenhagen 1842.

drei oder zahlreichen Generationen kann eine direkte sein oder auf Metamorphose beruhen; ebenso kann das Verhältnis von Amme zur Geschlechtsgeneration bald dem von morphologisch dieselbe Organisationsstufe repräsentierenden Formen *(Salpen, Autolytus)*, bald dem von Larve und Geschlechtstier *(Hydrozoen, Scyphomedusen, Taenien)* entsprechen. Die verschiedenen Fälle von Metagenese sind genetisch in verschiedener Weise entstanden.

Das letztere, der Metamorphose ähnliche Verhältnis der Metagenese haben wir uns in den meisten Fällen in der Weise entstanden zu erklären, daß die Ammenform, einem niederen Zustande der Stammesentwicklung entsprechend, die von diesem ererbte Fähigkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung beibehielt, während die geschlechtliche Fortpflanzung sich auf das phylogenetisch höchste Glied beschränkte. Solches finden wir bei den *Hydroiden*. Hier entwickelt sich aus dem befruchteten Ei eine bewimperte Larve (Planula), welche sich festsetzt und zu einem Polypen entwickelt. Der Polyp erzeugt auf dem Wege der Knospung weitere Polypen und außerdem Medusen, welche die Geschlechtstiere sind und die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nicht besitzen (Fig. 225).

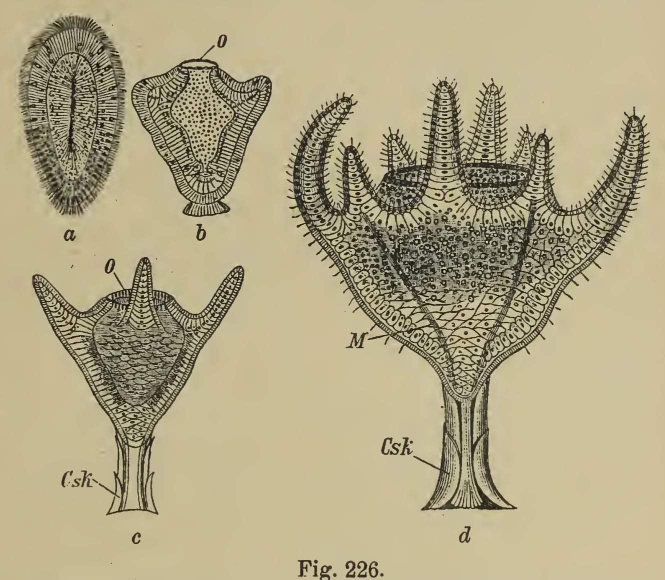


Fig. 226.
Entwicklung der Planula *(a)* von *Chrysaora* zum achtarmigen Scyphostoma (nach Claus). — *b* Erstere nach der Festheftung mit neugebildetem Munde *(O)* und erster Tentakelanlage. — *c* Vierarmiges Scyphostoma. *Csk* Cuticularskelet des Stieles. — *d* Achtarmiges Scyphostoma. *M* Längsmuskeln der Gastralwülste.

Bei den *Scyphomedusen* geht aus dem Ei eine bewimperte Planula (Fig. 226 *a*) hervor. Diese setzt sich nach längerem Umherschwärmen an dem bei der Bewegung nach vorne gerichteten Pole fest und gewinnt an dem freien Pole neuerdings die Mundöffnung, in deren Umgebung mit dem fortschreitenden Wachstum 4, 8, schließlich 16 lange Fangarme hervorwachsen, während sich das breite Mundfeld als Mundkegel erhebt. In das Innere der Gastralhöhle springen von der Befestigungsstelle bis zur Mundscheibe vier von Längsmuskelzügen durchzogene Gastralwülste vor (Fig. 226 *d*). Nachdem der nunmehr als *Scyphostoma* bezeichnete Polyp (Fig. 227 *a*) eine gewisse Größe (von etwa 2 bis 4 *mm*) erreicht hat, pflanzt

er sich als Amme ungeschlechtlich durch Querteilung fort. Es bilden sich am vorderen Körperteil eine oder mehrere ringförmige Einschnürungen aus. Zunächst schnürt sich der vorderste, den Tentakelkranz umfassende Körperteil ab und ihm folgen meist weitere Einschnürungen in serialer Anordnung vom oralen zum aboralen Ende des Polypen, unter welchen das Endstück des Polypenleibes ungeteilt verbleibt (Fig. 227 *b*). Das Scyphostoma ist

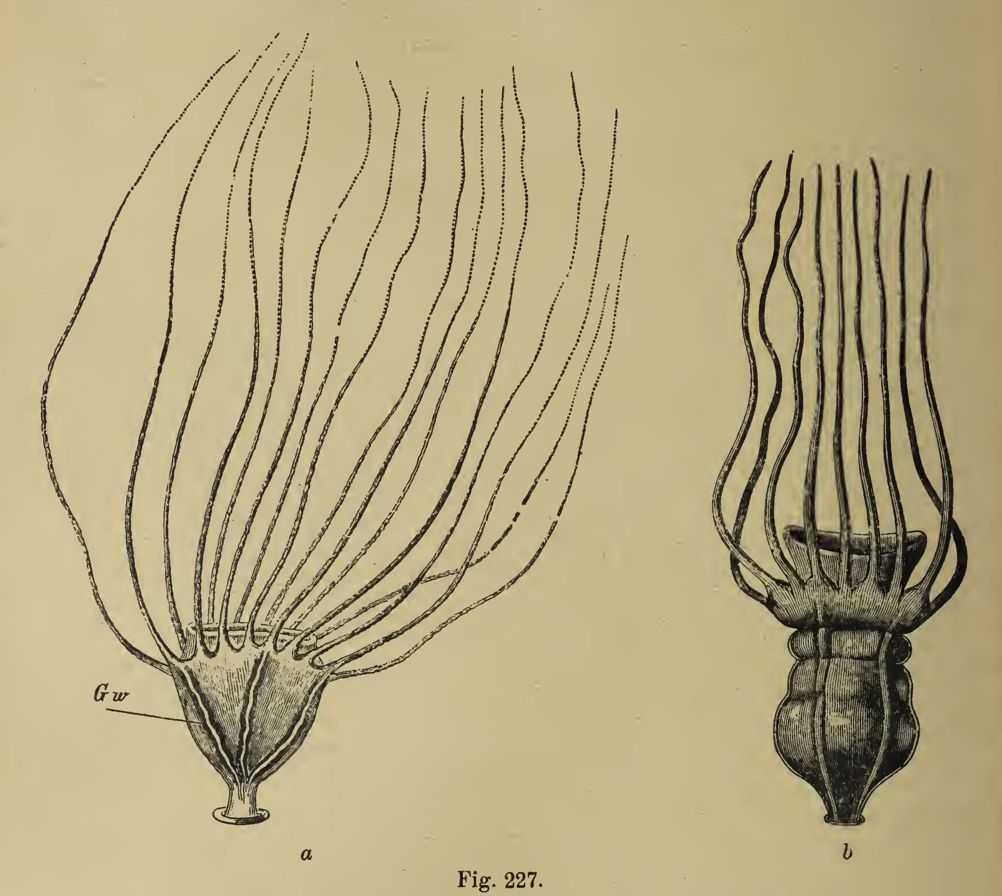


Fig. 227.

a Sechzehnarmiges Scyphostoma. ca. $^{28}/_{1}$. *Gw* Gastralwülste (Taeniolen). — *b* Beginnende Strobilabildung von *Chrysaora*, der Tentakelkranz des Scyphostoma noch erhalten (nach Claus).

zur *Strobila* geworden, die selbst verschiedene Entwicklungsphasen durchläuft. Während sich nämlich die Fangarme zurückbilden, gestalten sich die aufeinanderfolgenden, durch Einschnürungen abgesetzten Abschnitte unter Bildung von Lappenfortsätzen und Sinneskolben (umgebildeten Tentakeln) zu kleinen, flachen Scheiben um, die sich loslösen und als *Ephyren* (Fig. 228) die Larven der Geschlechtstiere, der Scheibenquallen, vorstellen.

Bei den *Salpen* (Fig. 229) stimmen Amme und Geschlechtstier im allgemeinen Habitus und in Lebensweise überein, sind jedoch ihrer speziellen Art der Fortpflanzung gemäß verschieden ausgebildet.

Wie am deutlichsten bei den *Hydrozoen* hervorgeht, ist ihre Metagenese, desgleichen jene der *Scyphomedusen* und *Salpen*, aus Arbeitsteilung im Zusammenhange mit Stockbildung zu erklären, indem die ursprünglich allen Individuen gleicherweise zukommende Fähigkeit ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung auf verschiedene Generationen verteilt erscheint.

Die Metagenese von *Autolytus* schließt sich genetisch jener der Salpen an. Hier wechselt eine durch Teilung sich vermehrende Ammenform mit einer dimorphen Geschlechtsgeneration ab.

In anderer Weise ist die Metagenese bei *Taenia coenurus* und *Taenia echinococcus* zu erklären. Sie hat sich im Zusammenhange damit entwickelt, daß die parasitisch lebenden Larvenstadien infolge der durch diese Lebensweise bedingten günstigen Ernährung die Fähigkeit ungeschlechtlicher Vermehrung sekundär erlangt haben.

Die befruchteten Eier der im Darme des Schäferhundes lebenden *Taenia coenurus* gelangen nach außen auf Pflanzen und von diesen mit der Nahrung in Schafe, in deren Gehirn sie sich zum *Coenurus cerebralis*, dem Drehwurm, entwickeln. Dieser blasenförmige Larvenzustand liefert nicht ein einfaches Geschlechts-



Fig. 228.

a Ausgebildete Strobila mit sich loslösenden Ephyren. — *b* Die freigewordene Ephyra (nach Claus). $^{25}/_{1}$

Fig. 229. *Thalia (Salpa) democratica.* $^{5}/_{1}$

a Geschlechtstier, *b* Ammengeneration. *O* Mund, *A* Kloakenöffnung, *N* Ganglion *Br* Kieme, *End* Endostyl, *Wg* Wimpergrube, *Ma* Mantel, *Nu* Eingeweidenucleus, *C* Herz, *Emb* Embryo, *Stp* Stolo prolifer.

tier, sondern durch ungeschlechtliche Vermehrung zahlreiche Geschlechtstiere in der Form von sog. Scoleces, die sich erst im Darme des Hundes zur vollen Geschlechtsform entwickeln. Eine noch viel reichere Vermehrung findet sich beim Echinococcus, der Larve von *Taenia echinococcus*, der Tochter- und Enkelblasen erzeugen kann, an denen die Scoleces in sehr großer Zahl in besonderen kleinen Brutkapseln ihre Entstehung nehmen.

Heterogonie charakterisiert sich durch die Aufeinanderfolge verschieden gestalteter, unter abweichenden Ernährungsverhältnissen lebender Ge-

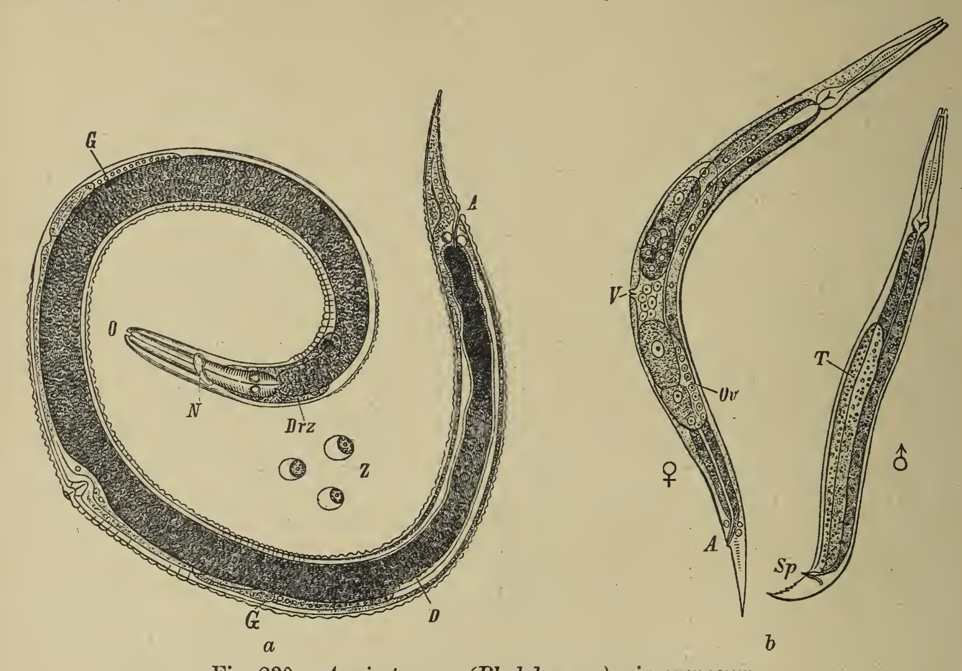


Fig. 230. *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum.*
a Parasitische Generation. *G* Genitaldrüsen, *O* Mund, *D* Darm, *A* After, *N* Nervenring, *Drz* Drüsenzellen; *Z* Spermien derselben. — *b* Männchen (♂) und Weibchen (♀) der *Rhabditis*-Generation. *Ov* Ovarium, *T* Hoden, *V* weibliche Genitalöffnung, *Sp* Spicula.

schlechtsgenerationen, von denen sich eine oder mehrere auch als sog. Ammen parthenogenetisch (agam) fortpflanzen können. Die zuerst für kleine Nematoden *(Angiostomum nigrovenosum* und *Leptodera appendiculata)* nachgewiesene Heterogenie ist wohl durch Anpassungen an veränderte Lebensbedingungen entstanden zu denken.

In der Heterogonie von *Angiostomum nigrovenosum* (Fig. 230) alterniert regelmäßig eine kleine, 1—2 *mm* lange, frei in feuchter Erde lebende, getrennt geschlechtliche sog. Rhabditisgeneration mit einer größeren, bis 13 *mm* langen, in der Lunge der Batrachier parasitierenden Zwischengeneration, die hermaphroditisch ist. Erstere ist wie die Nematodengattung *Rhabditis* charakterisiert durch ein zugespitztes hinteres Körperende beim Weibchen sowie durch doppelte Anschwellung des Oesophagus, deren hintere bulböse mit einem Zahnapparat ausgestattet erscheint. Das Weibchen

dieser Generation produziert nur 2 bis 4 Embryonen, die sich innerhalb des mütterlichen Körpers entwickeln, in die Leibeshöhle dringen und sich hier von den zerfallenden Organen des Muttertieres ernähren. Schließlich gelangen die Jungen ins Freie und wandern durch die Mundhöhle in die Lunge der Batrachier ein. In derselben entwickeln sie sich zur parasitischen Form, die lebendig gebärend ist. Ihre zahlreiche Brut durchsetzt den Darm des Wirtes und gelangt mit dem Kote in feuchte Erde, in der sie binnen kurzer Zeit die Geschlechtsreife erlangen.



Fig. 231. *Araschnia (Vanessa) levana*-Weibchen. *a* Winterform, *b* Sommerform *(prorsa)* (nach Weismann). Über 1/1

Eine übereinstimmende Heterogonie findet sich bei *Strongyloides stercoralis (Rhabdonema strongyloides)*, dessen parasitierende Generation im Menschen lebt, sowie bei *Allantonema mirabile*, bei dem die in Hylobius pini parasitisch lebende Form sackförmig gestaltet ist und sich durch vollständige Rückbildung des Darmkanales, der Muskulatur und des Excretionssystems auszeichnet.

Etwas verschieden gestaltet sich die Heterogonie bei *Leptodera appendiculata* insofern, als die freilebende und parasitische Form nicht regel-

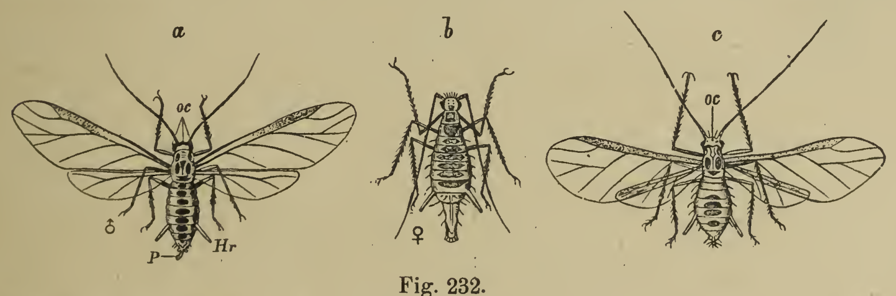


Fig. 232.

Männchen von *Drepanosiphum (Aphis) platanoides*. *Oc* Ocellen, *Hr* Honigröhrchen, *P* Begattungsorgan. 6/1

Flügelloses ovipares Weibchen desselben. 6/1

Vivipares Weibchen (sogenannte Amme) von *Drepanosiphum platanoides*. *Oc* Ocellen. 6/1

mäßig alternieren, sondern je nach Umständen fakultativ mehrere parasitische und freilebende Generationen hintereinander folgen können. Auch ist die in *Arion empiricorum* parasitisch lebende Zwischengeneration getrennt geschlechtlich, mundlos und durch den Besitz zweier bandförmiger Cuticularanhänge am hinteren Körperende ausgezeichnet. Sie wird ferner nicht innerhalb des Wirtes, sondern erst nach Auswanderung aus demselben in feuchter Erde oder Wasser geschlechtsreif. Unter den Fällen von Heterogonie bei Nematoden ist jener von *Leptodera* als der ursprünglichste zu beurteilen.

Der Heterogonie ist auch der sog. *Saisondimorphismus* einiger Schmetterlinge *(Araschnia [Vanessa] levana)* zuzurechnen, welcher darin besteht, daß eine (bei der genannten Vanessa heller gefärbte) Wintergeneration mit einer (dunkel gefärbten) Sommergeneration abwechselt (Fig. 231).

In einer zweiten Reihe von Fällen der Heterogonie pflanzt sich die Zwischengeneration parthenogenetisch fort. Hierher gehört die Heterogonie der *Aphiden* (Fig. 232). Bei diesen finden wir während des Sommers Generationen, welche nur aus parthenogenesierenden Weibchen bestehen, deren Eier in den Ovarialröhren die Embryonalentwicklung durchmachen. Diese sog. agamen Weibchen unterscheiden sich von den begattungsfähigen Weibchen durch abweichende Gestalt und Färbung, häufig auch durch den Besitz von Flügeln sowie im inneren Bau durch den Mangel des Receptaculum seminis. Die begattungsfähigen, stets ungeflügelten Weibchen und die meist geflügelten Männchen treten im Herbst auf. Das begattungsfähige Weibchen ist nicht wie das agame Weibchen vivipar, sondern ovipar. Aus den befruchteten Eiern gehen im Frühjahre wieder die parthenogenesierenden Formen hervor. Bei den Rindenläusen *(Chermes)* und Wurzelläusen *(Xerampelus [Phylloxera])* gestaltet sich diese Heterogonie durch das Hinzukommen weiterer parthenogenesierender Generationen komplizierter.

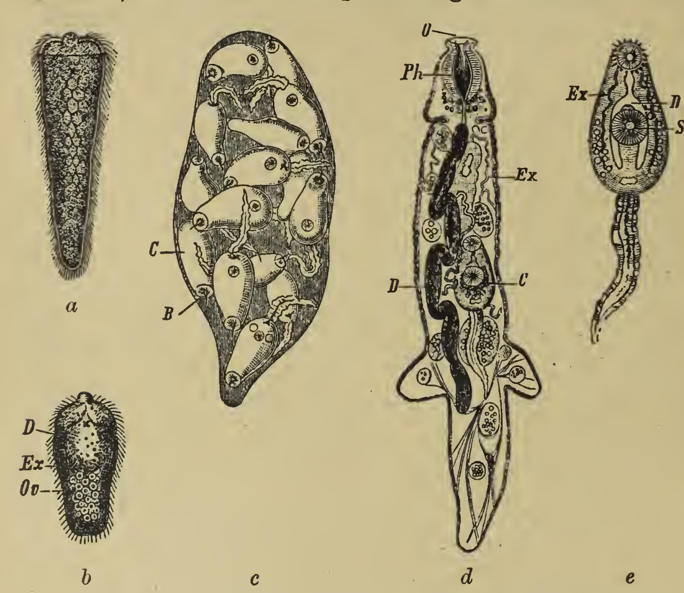


Fig. 233. Entwicklungsgeschichte von *Distomeen* (zum Teil nach R. Leuckart).

a Miracidium des Leberegels. — *b* Dasselbe kontrahiert. *D* Darmanlage, *Ov* Genitalzellen, *Ex* Excretionsorgan. — *c* Die aus dem Miracidium hervorgegangene Sporocyste, mit Cercarienbrut *(C)* erfüllt. *B* Bohrstachel einer Cercarie. — *d* Redie mit Mund *(O)*, Pharynx *(Ph)* und Darm *(D)*, *Ex* Excretionsorgan; *C* Cercarienbrut im Innern. — *e* Freigewordene Cercarie. *S* Bauchsaugnapf, *D* Darm, *Ex* Excretionsorgan.

Auch bei *Rotatorien* besteht Heterogonie mit Parthenogenese in der Zwischengeneration.

Heterogonie mit Parthenogenese, und zwar Paedogenese, in der Zwischengeneration findet sich bei *Trematoden* (Distomeen) (Fig. 128). Aus dem befruchteten Ei von *Distomeen* schlüpft eine kleine bewimperte

Larve (sog. infusorienartiger Embryo oder Miracidium) aus, die einige Zeit im Wasser umherschwärmt (Fig. 233 *a*). Sie gelangt schließlich in den Körper einer Schnecke, in welchem sie nach Verlust der Wimperbekleidung zu einem Schlauche ohne Mund und Darm, einer sog. *Sporocyste* wird (Fig. 233 *c*). In den Sporocysten entstehen aus unbefruchteten Eiern (früher als Sporen aufgefaßt), somit parthenogenetisch die *Cercarien*, die Larven der Geschlechtstiere; diese (Fig. 233 *e*) sind durch den Besitz eines Schwanzanhanges ausgezeichnet, mittels dessen sie sich nach Verlassen des Muttertieres und des Wirtes lebhaft schwimmend im Wasser bewegen.

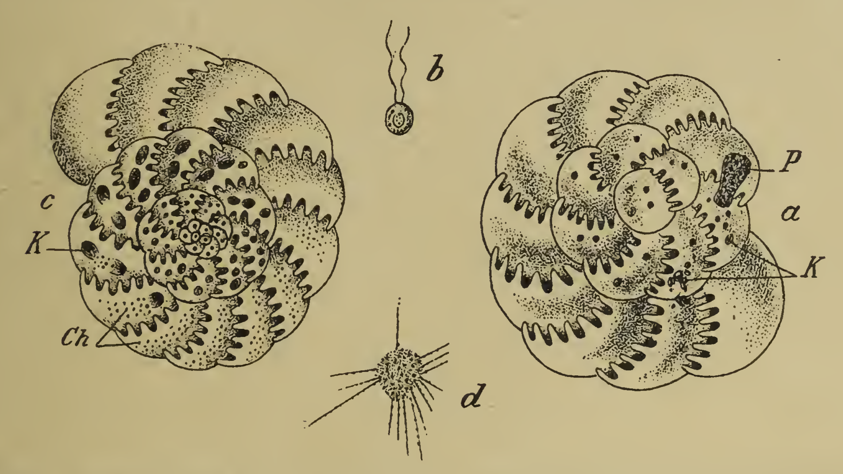


Fig. 234. Generationswechsel von *Polystomella crispa* (nach Figuren von Schaudinn aus Langs Lehrbuch).

a Megalosphärisches Individuum. — *b* Schwärmer aus demselben. — *c* Aus dem Schwärmer hervorgegangenes mikrosphärisches Individuum. — *d* Amöbenartiger Sprößling des letzteren. *P* Prinzipalkern, *K* kleine Kerne, *Ch* durch das Protoplasma zerstreute Kernsubstanz (Chromidien), aus den kleinen Kernen hervorgegangen.

Die in manchen Fällen mit einem Bohrstachel versehene Cercarie dringt in der Regel abermals in ein Wassertier ein und encystiert sich in diesem nach Verlust des Schwanzanhanges durch Ausscheidung einer kugeligen Cyste. Mit dem Zwischenwirt wird sie in das definitive Wirtstier übertragen, in welchem die Geschlechtsreife eintritt. Zuweilen entstehen in den Sporocysten als zweite Ammengeneration sog. *Redien* (von schlauchförmigem mit Fortsätzen versehenen Körper und einfachem blindgeschlossenen Darm) (Fig. 233 *d*), aus denen erst die Cercarien hervorgehen.

Die Heterogonie der *Trematoden* und *Nematoden* ist dadurch entstanden zu erklären, daß parasitisch gewordene Jugendformen zufolge der günstigen Ernährungsbedingungen dieser Lebensweise geschlechtsreif wurden und sich zu einer besonderen Generation entwickelten. In gleicher Weise dürfte die Heterogonie bei *Aphiden, Chermes, Xerampelus (Phylloxera)* infolge Parasitierens auf Pflanzen entstanden sein. Die Heterogonie der Schmetterlinge hingegen läßt sich aus wechselnden klimatischen Verhältnissen verstehen.

Als Heterogonie in statu nascendi ist der Entwicklungszyklus bei *Cladoceren* anzusehen, bei denen die Männchen nur zu gewissen Zeiten, häufig bloß im Herbste auftreten, zu welcher Zeit die Weibchen befruchtungsbedürftige Eier produzieren, die abgelegt werden und den Winter überdauern (Dauereier). Dieselben Weibchen erzeugen während des Sommers parthenogenetisch sich entwickelnde dotterärmere Eier (sog. Sommereier), welche sich sogleich im Brutraum des Muttertieres zum Embryo entwickeln.

Generationswechsel findet sich auch bei *Protozoen (Flagellaten, Amoebozoen, Radiolarien, Sporozoen).*

So besteht bei *Polystomella, Peneroplis* (Foraminiferen) eine mikrosphärische Generation (ausgezeichnet durch oft kleine Embryonalkammer und frühzeitige Vielkernigkeit), welche kleine amoebenartige Junge erzeugt, die erst später die Schale bilden; diese werden zu der megalosphärischen Generation (mit häufig großer Embryonalkammer und lange Zeit einen besonderen vegetativen großen Kern, den sog. Prinzipalkern aufweisend), die aus ihrem Inhalte durch Zerfallsteilung Schwärmer bildet (Fig. 234); die von verschiedenen Individuen stammenden Schwärmer kopulieren und die Kopula entwickelt sich wieder zur mikrosphärischen Generation.

Im Generationswechsel von *Eimeria (Coccidium) schubergi* unter den Sporozoen produziert die eine Generation durch einen Teilungsprozeß (Schizogonie) sichelförmige Keime (Merozoiten), welche sich abermals zu einer gleichartigen Generation entwickeln; nach mehreren schizogonen Generationen werden die Merozoiten entweder zu Makrogameten oder liefern durch Teilung sehr bewegliche, mit zwei Geißeln versehene Mikrogameten, die mit den Makrogameten kopulieren. Die kopulierte Coccidie (Oocyste oder Sporont) erzeugt durch Teilung schließlich acht schlanke sichelförmige Keime (Sporozoiten), die wieder die schizogone Generation vorstellen (Fig. 262).

Psychisches Leben. Instinkt.[1])

Die höheren Tiere werden sich nicht nur der Einheit ihres Organismus in dem Gefühle von Behagen und Unbehagen, Lust und Schmerz bewußt, sondern besitzen auch die Fähigkeit, von den durch die Sinne vermittelten Eindrücken der Außenwelt Residuen zu bewahren und mit

---

[1]) H. S. Reimarus, Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere. Hamburg 1773. Joh. H. F. Autenrieth, Ansichten über Natur- und Seelenleben. Stuttgart und Augsburg 1836. P. Flourens, De l'instinct et de l'intelligence des animaux. Paris 1851. G. J. Romanes, Die geistige Entwicklung im Thierreich. Leipzig 1885. L. Morgan, Animal Life and Intelligence. London 1891. W. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele. 4. Aufl. Hamburg und Leipzig 1906. Vgl. ferner H. Spencer, Ziegler, Loeb, Bethe, Forel, Zur Strassen, Wasmann, v. Buttel-Reepen u. a.

gleichzeitig empfundenen Zuständen ihres körperlichens Befindens zu verknüpfen. Damit besitzen diese Tiere im wesentlichen alle Grundbedingungen zu den Vorgängen der Intelligenz, wie sie andererseits auch fast alle Formen von Gemütszuständen der menschlichen Seele zur Erscheinung bringen. Auf welche Art die Irritabilität niederer einzelliger Organismen durch allmähliche Übergänge zu der ersten Regung von Empfindung und Bewußtsein führt, liegt uns ebenso vollständig wie Natur und Wesen dieser von materiellen Bewegungen des Stoffes abhängigen, aber nicht aus ihnen erklärbaren *psychischen* Vorgänge verschlossen. Wohl aber dürfen wir mit einiger Berechtigung annehmen, daß für den Eintritt innerer Zustände (Assoziationen), welche mit den an unserem eigenen Organismus erfahrenen einen Vergleich gestatten, das Vorhandensein eines Nervenapparates erforderlich ist.

Neben bewußten, aus Erfahrung und intellektueller Tätigkeit entsprungenen Willensäußerungen werden aber die Handlungen der Tiere in umfassendem Maße durch innere Triebe bestimmt, die unabhängig vom Bewußtsein wirken können und zu zahlreichen, oft höchst komplizierten, dem Organismus *nützlichen* Handlungen Anlaß geben. Man nennt solche die Erhaltung des Individuums und der Art fördernde Triebe *Instinkte* und stellt sie gewöhnlich als dem Tiere eigentümlich der Vernunft des Menschen gegenüber. Wie diese aber nur als höhere Potenz vom Verstand und Intellekt, nicht aber als etwas von letzterem qualitiv Verschiedenes betrachtet werden kann, so zeigt die nähere Betrachtung, daß auch Instinkt und Verstand nicht im absoluten Gegensatze, vielmehr in vielseitiger Beziehung stehen und nicht scharf voneinander abzugrenzen sind.

Man kann den Instinkt als einen mit der Organisation ererbten (angeborenen) Mechanismus definieren, der als Reaktion auf einen äußeren oder inneren Reiz sich in bestimmter Form gewissermaßen abspielt und eine scheinbar zielbewußte, zweckmäßige Verrichtung des Organismus zur Folge hat.

Die Instinkte haben sich, wie schon gemäß der Deszendenzlehre folgt, aus kleinen Anfängen entwickelt; sie stehen den Reflexvorgängen nahe und werden als Reflexketten (L o e b) aufgefaßt. Bei ihrer Entstehung und Weiterentwicklung haben dieselben Ursachen wie bei den körperlichen Eigentümlichkeiten, nämlich das Auftreten spontaner Abänderungen und natürliche Zuchtwahl mitgewirkt. Außerdem ergibt sich, daß auch erworbene (automatische) Fertigkeiten zu instinktiven werden und daß eine Vererbung jener physischen Qualitäten besteht, auf welchen von den Vorfahren entwickelte Instinkte beruhen.

Als Ergebnis instinktiver Vorgänge erklärt sich die bei höheren Tieren so häufig vorkommende Erscheinung des Zusammenlebens in Gesellschaften, die Vereinigung zahlreicher Individuen zu einfachen oder durch Arbeitsteilung reich gegliederten sog. Tierstaaten (Ameisen, Wespen, Bienen, Termiten). Wie bei den durch Kontinuität des Leibes verbundenen

Lebensformen der Tierstöcke erscheint auch hier das Zusammenwirken ein sich gegenseitig förderndes, bezw. bedingendes. Der Vorteil, der durch die wechselseitige Dienstleistung gewonnen wird, bezieht sich nicht nur auf eine leichtere Ernährung und Verteidigung, somit auf die Erhaltung des Individuums, sondern in erster Linie auf die Erhaltung der Nachkommenschaft, also auf den Schutz der Art. So sind auch die einfachsten und häufigsten Vereinigungen, aus denen die komplizierten, durch Arbeitsteilung gegliederten Gesellschaften abzuleiten sind, jene der beiderlei Geschlechtstiere derselben Art.

Spezieller Teil.

I. Subregnum.

Protozoa, Urtiere.[1])

Einzellige Tiere von geringer Größe, mit mehr oder minder komplizierten Differenzierungen innerhalb des Protoplasmaleibes und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Kopulationsvorgänge allgemein vorkommend.

Morphologisch stehen die Protozoen auf der Stufe der Zelle. Als Leibessubstrat treffen wir überall das Cytoplasma, das eine außerordentlich reiche Differenzierung aufweisen und eine Anzahl den Organen der Vielzelligen analoger Zellorgane *(Organula)* zur Ausbildung bringen kann. Im einfachsten Falle verhalten sich alle Teile des Zelleibes gleichartig; sonst ist eine äußere, als *Ectoplasma* bezeichnete Schichte von dem inneren *Entoplasma* zu unterscheiden. Der Kern ist in einfacher oder mehrfacher Zahl vorhanden; er ist entweder bläschenförmig und enthält gewöhnlich einen zentralen kugeligen sog. Binnenkörper (Karyosom), oder es sind im Kern die Kernsubstanzen gleichmäßig verteilt. Für die Gruppe der *Ciliata* ist das Vorkommen von zwei physiologisch ungleichwertigen Kernen, eines vegetativen Kernes und eines Geschlechtskernes, eigentümlich. Doch kommt es auch bei vielen anderen Protozoen auf einer bestimmten Stufe des Lebenszyklus zu einer Scheidung des Kernes in einen Geschlechtskern und einen vegetativen Kern. An Stelle des Geschlechtskernes finden sich zuweilen sog. generative Chromidien vor; es sind aus dem Kern ausgewanderte Kernteile, aus denen Kerne für die Gameten hervorgehen.

Die Bewegung erfolgt entweder durch Pseudopodien, welche an beliebiger Stelle des Körpers ausgestreckt werden *(Rhizopoda)*, oder durch

---

[1]) Ch. G. Ehrenberg, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. E. Claparède u. J. Lachmann, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. 2 vols. Génève 1858—1861. O. Bütschli, Protozoa. Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. 3 Bde. 1880—1889. F. Blochmann, Die mikroskopische Thierwelt des Süsswassers. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg 1895. M. Braun, Die tierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl. Würzburg 1908. F. Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena 1911. S. v. Prowazek, Handbuch der pathogenen Protozoen. Leipzig 1911. R. Hertwig, Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistk. I. 1902. M. Hartmann, Das System der Protozoen. Ebenda X. 1907. F. Poche, Das System der Protozoen. Ebenda. XXX. 1913. Ferner Swartschewsky u. a.

an bestimmten Stellen des Körpers ausgebildete Geißeln oder undulierende Membranen *(Flagellata)* oder durch Wimpern und Wimperplättchen (Membranellen) *(Ciliata)*. Alle genannten Bewegungsorgane sind Differenzierungen des Ectoplasmas. Wimpern und Geißeln erscheinen zugleich als Sitz erhöhter Irritabilität und fungieren als Sinnesorgane. Den *Sporozoa* fehlen besondere Lokomotionsorgane. Die Formveränderung des Körpers bei Vorhandensein einer festeren Körperhülle (Pellicula) erfolgt durch Muskelfibrillen (Myoneme), wie bei *Ciliaten* und *Sporozoen*.

Häufig finden sich Skelettbildungen in Form von Gehäusen oder innerer Hartteile vor.

Die Nahrungsaufnahme geschieht vielfach durch Umfließen der Nahrungskörper mittels der Pseudopodien. In anderen Fällen ist eine besondere Mundöffnung (Zellmund, *Cytostom*) und ein vom Ectoplasma gebildeter Zellschlund *(Cytopharynx)* vorhanden, welcher zum Entoplasma führt, in dem die Verdauung stattfindet (Fig. 27). Die Nahrungskörper werden in Flüssigkeitsansammlungen (Nahrungsvakuolen) verdaut, die unverdaulichen Reste entweder an beliebiger Stelle oder durch einen besonderen Zellafter *(Cytopyge)* ausgestoßen. Die durchwegs parasitischen *Sporozoa* nehmen flüssige Nahrung endosmotisch durch die ganze Körperoberfläche auf.

Häufig tritt ein besonderes Exkretionsorgan, die *pulsierende Vakuole*, auf; sie fehlt den meisten endoparasitischen und marinen Formen. Sie erscheint als an besonders differenzierter Stelle auftretende Flüssigkeitsansammlung, die in Intervallen durch Kontraktion des sie umschließenden Protoplasmas ausgestoßen wird.

Die Protozoen vermehren sich auf ungeschlechtlichem Wege durch Teilung, Knospung oder durch multiple oder Zerfallsteilung. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung kann entweder in vollständig differenziertem oder im rückdifferenzierten Zustande stattfinden. Im letzteren Falle schwinden die Differenzierungen und das Tier besitzt die Form der ruhenden Zelle. Rückdifferenzierung erfolgt zur Zeit der *Encystierung*, bei welcher das rückdifferenzierte Protozoon eine Hülle (Cyste) zur Abscheidung bringt. Die Encystierung ist für die Erhaltung der Einzelligen im Falle der Verdunstung des Wassers, in dem sie leben, von großer Bedeutung. Eingeschlossen in der Cyste können solche Tiere eine lange Trockenzeit überdauern.

Kopulationsvorgänge kommen allgemein vor und bestehen in der Verschmelzung der Cytoplasmen und Kerne der beiden sich vereinigenden Individuen. Die Vereinigung der Individuen ist entweder eine dauernde *(Kopulation)* oder nur eine vorübergehende *(Konjugation)*. Generationswechsel findet sich bei *Flagellaten, Amoebozoen, Radiolarien* und *Sporozoen*. Als *Plasmogamie* wird die Verschmelzung von zwei oder mehreren Individuen bezeichnet, bei der aber eine Kernkopulation unterbleibt.

Die Protozoen sind Bewohner des Wassers oder feuchter Erde, viele leben parasitisch.

Sie werden folgenderweise eingeteilt: 1. *Cytomorpha* (Klassen: *Flagellata, Rhizopoda, Sporozoa*), 2. *Cytoidea* (Klasse: *Ciliata).*

I. Divisio. **Cytomorpha.**

Protozoen mit einem oder mehreren gleichwertigen, vorübergehend auch mit physiologisch ungleichwertigen Kernen.

I. Klasse. **Flagellata (Mastigophora). Geißelträger.**[1])

Protozoen von meist gestreckter Körperform mit einer oder mehr Geißeln, mit kontraktilen Vakuolen, in der Regel mit einfachem Nucleus, zuweilen mit zwei physiologisch verschiedenen Kernen.

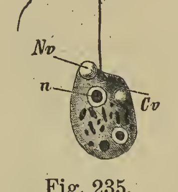


Fig. 235. *Oicomonas termo* (nach Bütschli). 700/1

n Nucleus, *Cv* kontraktile Vakuole, *Nv* Nahrung aufnehmender amöboider Fortsatz mit Nahrungsvakuole.

Die Klasse der *Flagellaten* umfaßt eine große Zahl von Organismen, welche nur in dem Besitze von Geißeln ein gemeinsames Merkmal aufweisen. In der Ernährung verhalten sich viele wie Tiere, andere wie Pflanzen, eine Anzahl teils tierisch, teils pflanzlich, manche saprophytisch oder parasitisch. Mit Rücksicht darauf, daß die Flagellaten zu Pflanzen und zu Tieren Beziehungen aufweisen und flagellatenähnliche Entwicklungszustände bei allen übrigen Cytomorphen beobachtet sind, ist die Ansicht begründet, daß die Flagellaten den ursprünglichsten Cytomorphentypus repräsentieren. Als Organismengruppe vielfacher Beziehungen erweist sich die Flagellatengruppe auch dadurch, daß sich von kolonienbildenden Formen, wie den *Volvocinen,* die einfachste Metazoenform, die Blastula, ableiten läßt.

Der meist gestreckte monaxone oder bilateralsymmetrische, oft auch asymmetrische Körper (Fig. 235) zeigt selten eine deutliche Scheidung von

---

[1]) Außer Ehrenberg, Cienkowski, Grassi, Lauterborn u. a. vgl.: Fr. Stein, Organismus der Infusionsthiere. III. 1878—1883. O. Bütschli, Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXX. 1878. S. Kent, A Manual of the Infusoria. 2 vols. London 1880—1882. R. S. Bergh, Der Organismus der Cilioflagellaten. Morphol. Jahrb. VII. 1882. O. Bütschli, Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca. Ibid. X. 1885. B. Danilewsky, Parasitologie comparée du sang. Charkow 1889. G. Klebs, Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. LV. 1893. C. Ishikawa, Noctiluca miliaris etc. Journ. College of Science. Imp. Univ. Japan. VI. 1894. G. Senn, Flagellata in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1900. F. Doflein, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zool. Jahrb. XIV. 1900. F. Schaudinn, Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. kais. Gesundheitsamt XX. 1904. S. Prowazek, Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ebendas. XXI. 1904; Studien über Säugetiertrypanosomen. Ebendas. XXII. 1905. R. Goldschmidt, Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella etc. Arch. f. Protistk. Suppl. I. 1907. C. Janicki, Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCV. 1910.

Ecto- und Entoplasma und ist häufig von einer Pellicula oder einem Gehäuse eingeschlossen. Er trägt an seinem Vorderende eine oder zwei Geißeln; seltener ist eine größere Anzahl von Geißeln *(Polymastigina)* vorhanden, die in der Längsrichtung des Tieres nach vorn oder auch nach hinten (Schleppgeißel) gerichtet sind *(Euflagellata)*. Zuweilen ist in Verbindung mit einer Geißel eine zarte Protoplasmalamelle, eine sog. undulierende Membran, ausgebildet. Bei den *Choanoflagellaten* wird die Basis der Geißel von einem trichterförmigen Protoplasmasaum umgeben. Eine besondere Ordnung von Flagellaten, die *Dinoflagellaten*, ist dadurch charakterisiert, daß eine Geißel nach hinten gerichtet ist, während eine zweite horizontal in einer ringförmigen Körperfurche schwingt. Durch einen gallertigen Körper zeichnen sich die *Cystoflagellaten* aus.

Den Anschluß an die Rhizopoden zeigen Formen wie *Mastigamoeba*, welche außer der Geißel Pseudopodien bildet (Fig. 236).

Die Nahrungsaufnahme erfolgt im letztgenannten Falle durch die Pseudopodien an beliebiger Stelle des Körpers; bei den übrigen Flagellaten ist dieselbe auf eine bestimmte Stelle an der Geißelbasis beschränkt und geschieht durch einen amoeboiden Fortsatz (Fig. 235) oder mittels Cytostoma und Cytopharynx.

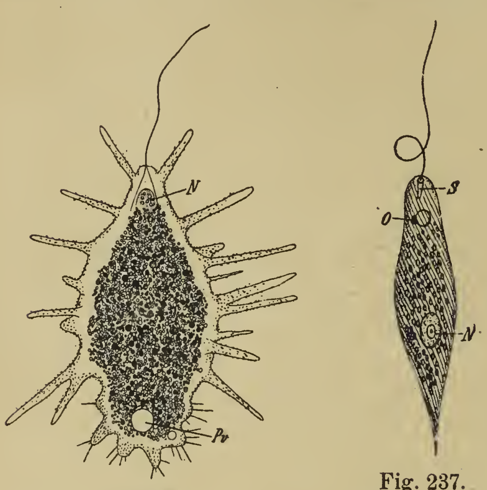


Fig. 236. *Mastigamoeba aspera* (nach Fr. E. Schulze). $^{210}/_1$
Pv pulsierende Vakuole, *N* Kern.

Fig. 237. *Euglena viridis* (nach Stein).
S Grube, *N* Kern, *O* Stigma.

Kontraktile Vakuolen sind, ausgenommen endoparasitische und marine Formen, allgemein verbreitet und treten meist in einfacher oder zweifacher, seltener mehrfacher Zahl auf. Bei sehr zahlreichen Flagellaten (mit offenbar pflanzlichem Stoffwechsel) finden sich im Cytoplasma grün bis rot gefärbte Körper, die *Chromatophoren*, eingelagert. Der Kern ist meist in einfacher Zahl vorhanden, zuweilen *(Trypanosomatidae)* bestehen zwei physiologisch verschiedene Kerne (Hauptkern und Blepharoplast).

Manche Flagellaten besitzen in der Nähe des Vorderendes einen roten Körper, der als Augenfleck *(Stigma)* bezeichnet und als lichtempfindliches Organ aufgefaßt wird (Fig. 237).

Die Flagellaten pflanzen sich fast durchwegs durch Längsteilung, zuweilen im encystierten Zustande, fort. Kopulationsvorgänge sind vielfach festgestellt; die kopulierenden Individuen sind entweder gleichartig entwickelt, sog. Isogameten, oder (als Mikrogameten und Makrogameten) ver-

schieden differenziert, sog. Anisogameten. *Trichomonas hominis* verliert vor der Kopulation die Geißeln und wird amoeboid. Autogamie wurde bei parasitischen Formen beobachtet. Durch den Wechsel von freibeweglichen Generationen mit Kopulationszuständen ergibt sich ein Generationswechsel. Es kommt zuweilen zu Koloniebildung, indem die durch Teilung hervorgegangenen Individuen in charakteristischer Gruppierung vereinigt bleiben.

1. Ordnung. **Euflagellata.**

Flagellaten mit einer oder mehreren in der Längsrichtung des Körpers schwingenden Geißeln.

1. Unterordnung. *Protomonadina.* Meist kleine Formen mit einer bis drei Geißeln.

Fam. *Rhizomastigidae.* Nahrungsaufnahme mittels Pseudopodien, welche an der ganzen Körperoberfläche gebildet werden. Mit einer Geißel. *Mastigamoeba aspera* F. E. Sch. Im Süßwasser (Fig. 236).

Fam. *Cercomonadidae.* Mit lang ausgezogenem Hinterende, mit einer Geißel. *Cercomonas hominis* Davaine. Parasit im Darmkanal des Menschen. *C. crassicauda* Duj., in fauligem Wasser. *Oicomonas termo* Ehrbg. Mit dem ausgezogenen Hinterende festsitzend oder freischwimmend und dann kugelig gestaltet; in Sumpfwasser (Fig. 235).

Fam. *Trypanosomatidae.* Der längliche, häufig spiralig gedrehte Körper mit einer Geißel am Vorderende und häufig mit längsverlaufender undulierender Membran. Mit zwei Kernen (Hauptkern und Blepharoplast). Meist Blutparasiten (im Blutplasma). *Herpetomonas muscae domesticae* Brnt. Im Darme der Stubenfliege. Europa, Nordamerika. *Trypanosoma rotatorium* Mayer (*sanguinis* Gruby), im Blute der Frösche. Die Infektion erfolgt im Kaulquappenstadium durch Blutegel. *T. lewisi* Kent, im Blute der Ratten, die Geschlechtsgeneration in einer blutsaugenden Rattenlaus (Haematopinus spinulosus), in deren Magen die Ausbildung und Kopulation der Mikro- und Makrogameten erfolgen soll. Das aus der Kopulation hervorgegangene Individuum (sog. Ookinet) ist geißellos. Nach Ausbildung der Geißel gelangen die Trypanosomen durch die Darmwand in die Leibeshöhle und vermutlich von hier in den Pharynx, aus dem sie beim nächsten Saugakte der Laus in das Blut der Ratte überführt werden (Prowazek). *T. gambiense* Dutton, im Blute des Menschen. Ursache der Schlafkrankheit. Überträgerin ist eine Tsetsefliege (Glossina palpalis). Trop. Afrika. *T. brucei* Plimm. et Bradf., im Blute der Wiederkäuer und Einhufer. Ursache der Nagana oder Tsetsekrankheit. Überträger sind verschiedene Tsetsefliegen (Glossina morsitans u. a. Art.). Trop. Afrika (Fig. 238). *Leishmania infantum* Nicolle, intrazellulärer Parasit in Milz, Leber, Knochenmark. Erreger der Splenomegalie bei Kindern.



Fig. 238. *Trypanosoma brucei* (nach Prowazek). 1615/1

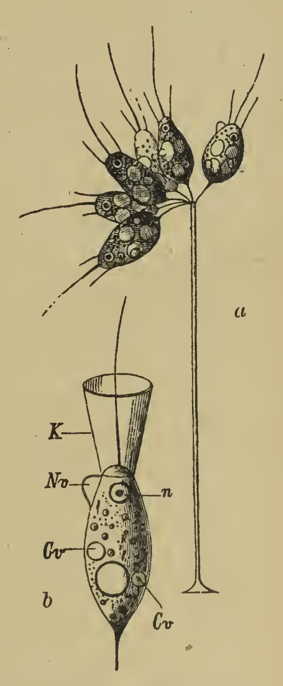


Fig. 239. *Codosiga botrytis* (nach Bütschli). *a* Kolonie. *b* ein Individuum. 1300/1 *K* Kragen, *n* Nucleus, *Cv* contraktile Vakuolen, *Nv* Nahrung aufnehmendes Pseudopodium.

Übertragung durch Flöhe. Mittelmergebiet. Hier schließen sich an *Bodo lacertae* Grassi. In der Kloake von Lacerta-Arten. *Cryptobia (Trypanophis) grobbeni* Poche, in Siphonophoren. Mittelmeer. *Trypanoplasma borreli* Lav. et Mesn. Im Blutplasma verschiedener Süßwasserfische. Überträger ist ein Fischegel (Piscicola geometra).

Fam. *Choanoflagellata.* Mit nur einer Geißel und Protoplasmakragen um die Geißelbasis. *Codosiga botrytis* Ehrbg. Koloniebildend (Fig. 239). *Salpingoeca convallaria* F. St. Einzeln lebend, mit Gehäuse. Im Süßwasser. Europa, Nordamerika.

2. Unterordnung. *Polymastigina.* Mit drei bis acht Geißeln.

Fam. *Tetramitidae.* Mit vier Geißeln, eine derselben kann durch eine undulierende Membran vertreten sein. *Tetramitus rostratus* Perty. In faulendem Wasser.

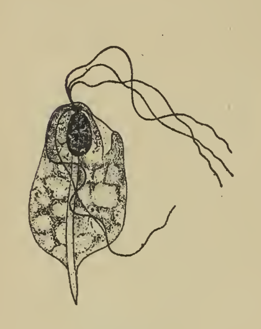


Fig. 240. *Trichomonas batrachorum* (nach Dobell). In der Mitte des Körpers der Achsenstab (Axostyl). 1200/1

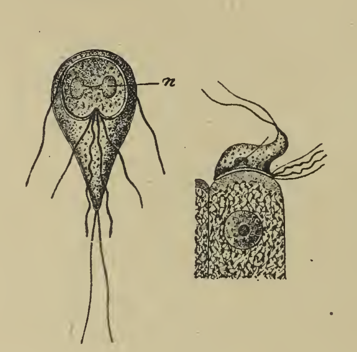


Fig. 241. *a Giardia (Lamblia) intestinalis* von der Ventralseite gesehen, *n* Kern. 1200/1 — *b* einer Epithelzelle des Darmes ansitzend, Lateralansicht (nach Grassi und Schewiakoff). 720/1

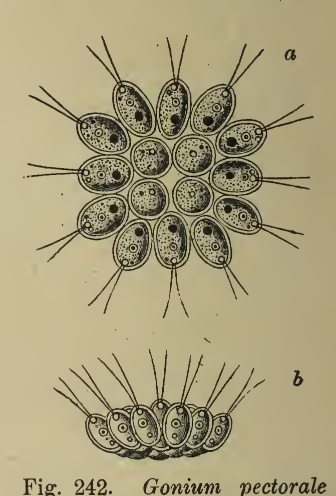


Fig. 242. *Gonium pectorale* (nach Stein). *a* Kolonie von oben, *b* von der Seite gesehen.

Costia necatrix Henneg. Mit tiefer Grube, in der vier Geißeln entspringen. An der Haut verschiedener Süßwasserfische. Europa. *Trichomonas vaginalis* Donné. Mit drei Geißeln und undulierender Membran. Parasit im katarrhalischen Schleim der Vagina des Menschen. *Tr. hominis* Davaine (*intestinalis* Leuck.). Im Darm des Menschen. *Tr. batrachorum* Perty. In der Kloake von Fröschen (Fig. 240). Hier schließen sich an *Lophomonas blattarum* F. St. Mit vorderem Geißelschopf. Parasit im Enddarm der Küchenschabe. Europa. Ferner *Trichonympha agilis* Leidy. Mit zahlreichen in Kränzen angeordneten langen Geißeln. Parasit im Enddarm von Leucotermes flavipes und L. lucifugus. Nordamerika, Italien.

Fam. *Hexamitidae.* Mit sechs bis acht Geißeln. *Hexamitus intestinalis* Duj. Mit sechs vorderen Geißeln und zwei Schleppgeißeln. Im Darm von Amphibien und Fischen. *Giardia (Lamblia) intestinalis* Lambl (*Megastoma entericum* Grassi). Mit acht Geißeln und Sauggrube. Im Dünndarm des Menschen und von Säugetieren. Weit verbreitet. (Fig. 241.)

3. Unterordnung. *Euglenoidina.* Meist größere Formen mit starker, oft gestreifter Pellicula. Eine bis zwei Geißeln entspringen am Vorderende in einer grubenförmigen Vertiefung.

Fam. *Euglenidae.* Mit grünen Chromatophoren und Stigma. *Euglena viridis* Ehrbg. (Fig. 237). *Phacus longicaudus* Ehrbg. Im Süßwasser. Hier schließt sich die saprophytische *Astasia* Duj. an.

4. Unterordnung. *Chromomonadina.* Mit zarter Pellicula, mit einer oder zwei Geißeln am Vorderende. Meist mit gelben bis braunen Chromatophoren.

Fam. *Chrysomonadidae. Dinobryon sertularia* Ehrbg. Freischwimmende, buschförmige Kolonien Gehäuse tragender Formen. Im Süßwasser.

Fam. *Coccolithophoridae.* Mit Schalen aus scheibenförmigen Kalkplättchen, sog. Coccolithen. Sind planktonische Meeresbewohner. *Pontosphaera huxleyi* Lohm. *Coccolithophora leptopora* Murr. et Blackm. Mittelmeer.

Hier reiht sich an *Chilomonas paramaecium* Ehrbg. Saprophyt, mit langem Schlund. Im Sumpfwasser.

5. Unterordnung. *Phytomonadina.* Mit zwei gleichen Geißeln. Mit zum Teile vom Plasmakörper abstehender Hülle. Meist mit einem lebhaft grünen Chromatophor.

Fam. *Chlamydomonadidae.* Nicht koloniebildende Formen. *Chlamydomonas pulvisculus* Ehrbg. Bewirkt oft Grünfärbung des Wassers in Pfützen. *Haematococcus pluvialis* A. Brn. Ursache der Rotfärbung von Tümpeln, auch des Schnees.

Fam. *Volvocidae.* Kolonien durch gemeinsame Hülle vereinigter Individuen. *Gonium pectorale* Ehrbg. Kolonie tafelförmig (Fig. 242). *Pandorina morum* Ehrbg. *Eudorina elegans* Ehrbg. Kolonie kugelförmig. *Volvox* Ehrbg. Große, hohle, kugelige Kolonien, aus sehr zahlreichen Individuen bestehend, die durch Plasmafäden mit einander verbunden und in eine gallertige Hülle eingeschlossen sind. Nur bestimmte Zellindividuen dienen der Fortpflanzung. *V. globator* Ehrbg. *V. aureus* Ehrbg. (*minor* F. St.) (Fig. 28). Alle im Süßwasser.

2. Ordnung. **Dinoflagellata.**

Flagellaten mit zwei nebeneinander entspringenden Geißeln, von denen die eine nach hinten gerichtet (Schleppgeißel) und in die auf der Ventralseite gelegene Längsfurche eingelagert ist, die andere horizontal in einer queren Ringfurche des Körpers schwingt.

Die Dinoflagellaten erweisen sich durch den Besitz eines (aus Platten zusammengesetzten) den meisten Formen zukommenden Cellulosepanzers sowie durch den Besitz von Chromatophoren als pflanzliche Organismen. Wenige nehmen auch feste Nahrung auf. Manche marine Arten besitzen Leuchtvermögen.

Fam. *Peridiniidae. Ceratium* Schrank. Mit langen hornförmigen Fortsätzen (Fig. 244). *C. hirundinella* Müll. *Peridinium divergens* Ehrbg. *Glenodinium cinctum* Ehrbg. Mit glatter Hülle (Fig. 243). *Gymnodinium fuscum* Ehrbg. Ohne Membran. Süßwasser. *Pyrocystis* Murr. Marin.

Fig. 243. *Glenodinium cinctum* (nach Bütschli). *g* Längsfurchengeißel, *fg* Querfurchengeißel, *N* Nucleus, *Oc* Stigma, *chr* Chromatophoren, $^{600}/_{1}$

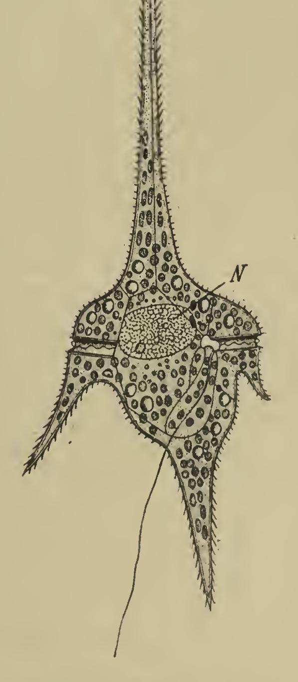


Fig. 244. *Ceratium hirundinella* (nach Lauterborn). *N* Nucleus. $^{370}/_{1}$

3. Ordnung. Cystoflagellata.

Marine Flagellaten von gallertigem, mit einer Membran umschlossenem Körper.

Dieser Ordnung gehört die weit verbreitete *Noctiluca miliaris* Surir., der mediterrane *Leptodiscus medusoides* R. Hertw. sowie *Craspedotella pileolus* Kofoid aus dem Pazifik an.

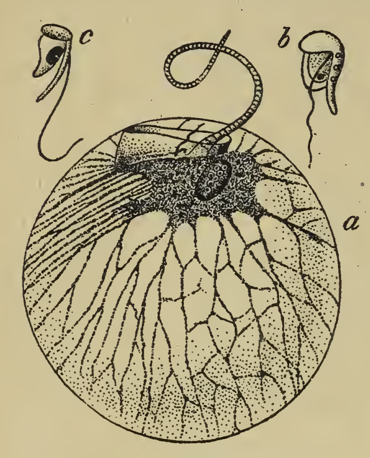


Fig. 245. *Noctiluca miliaris.* a Vollausgebildetes Tier. b, c Schwärmer (aus Doflein).

Noctiluca (Fig. 245) besitzt einen pfirsichförmigen, bis 1 *mm* großen Leib, welcher einen quergestreiften tentakelartigen Anhang (sog. Bandgeißel) trägt. An seiner Basis findet sich eine rinnenförmige Einbuchtung mit der spaltförmigen Mundöffnung, nebst zahnartigem Vorsprung und zarter Geißel. Unter der Mundeinsenkung liegt eine den Kern umschließende, reichlichere Protoplasmamasse, von welcher gegen die Peripherie Protoplasmastränge zwischen einer gallertigen Zwischensubstanz bis zur Körpermembran verlaufen und dort netzartig verbunden sind. Als Nahrung werden tierische und pflanzliche Organismen, oft von bedeutender Größe (kleine Crustaceen) aufgenommen. Die Fortpflanzung erfolgt durch Längsteilung. Eine zweite Vermehrungsart geschieht in rückdifferenziertem Zustande durch Knospung dinoflagellatenähnlicher Schwärmer (Fig. 245 *b*, *c*), die vielleicht die Gameten sind. Die Noctiluken verdanken ihren Namen dem Leuchtvermögen. Sie erscheinen zuweilen an der Oberfläche des Meeres in ungeheurer Menge, so daß die Meeresoberfläche auf weite Strecken hin des Nachts die prachtvolle Erscheinung des Meerleuchtens bietet.

Leptodiscus medusoides R. Hertw. Der uhrglasförmige Körper bewegt sich wie eine Qualle schwimmend. 1—1·5 *mm* im Durchmesser. Mittelmeer. *Craspedotella pileolus* Kofoid. Von Gestalt einer Hydroidmeduse. Pazif. Oz.

II. Klasse. Rhizopoda. Wurzelfüßer.

Ein- oder mehrkernige Protozoen, die sich mittels Pseudopodien bewegen und die Nahrung aufnehmen, häufig mit Gehäuse oder einem Skeletgerüst.

Der Protoplasmakörper dieser Tiere (Fig. 25, 246) ist entweder gleichartig oder läßt eine peripherische zähere und hellere Ectoplasmaschichte von einem zentralen körnigen Entoplasma unterscheiden. Die Bewegung und Nahrungsaufnahme erfolgt mittels vorstreckbarer und einziehbarer Fortsätze, der Pseudopodien oder Scheinfüßchen, die bei leicht flüssiger Beschaffenheit des Plasmas lappig sind, wogegen spitze Pseudopodien auf ein zäheres Protoplasma schließen lassen. An den zäheren Pseudopodien eines körnigen Protoplasmas werden regelmäßige Körnchenströmungen von der Basis nach der Spitze und umgekehrt beobachtet, Bewegungen, deren Ursache in der Kontraktilität des Protoplasmas zu suchen ist. Feine Pseudopodien zeigen oft die Neigung zur Anastomosenbildung und fließen zu

Netzen zusammen. Die verhältnismäßig starren Pseudopodien der *Heliozoen* und mancher *Radiolarien (Acanthometridae)* werden von einem festeren Achsenfaden gestützt, der sich in das Innere des Protoplasmakörpers fortsetzt (Axopodien) (Fig. 247).

Eine pulsierende Vakuole kommt den Süßwasserformen zu. Hervorzuheben ist das zeitweilige Auftreten von Gasvakuolen (so bei *Amoeba, Arcella*), welche diesen Tieren als Schwimmblasen dienen.

In der Jugend sind alle Rhizopoden einkernig, später entwickelt sich oft Vielkernigkeit. Häufig tritt Scheidung des Kernes in vegetativen und generativen Kern ein.

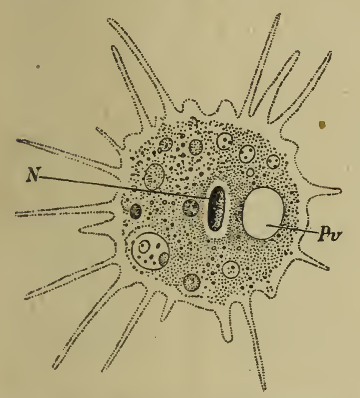


Fig. 246. *Amoeba (Dactylosphaera) polypodia* (nach F. E. Schulze). *N* Nucleus, *Pv* pulsierende Vakuole. $^{420}/_{1}$

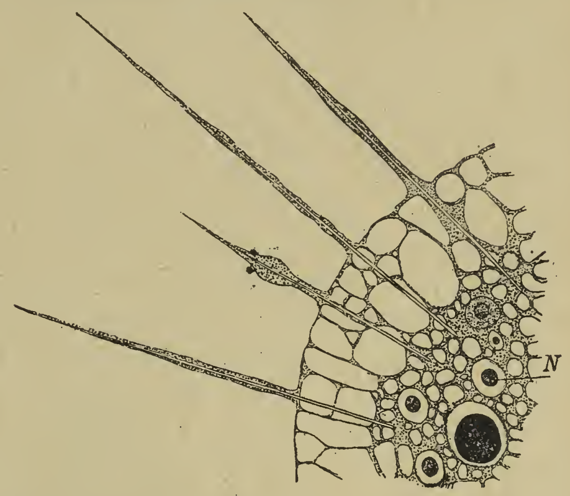


Fig. 247. Optischer Durchschnitt durch ein Stück von *Actinosphaerium eichhorni* (nach Hertwig u. Lesser). *N* Nuclei im Entoplasma, Ectoplasma großblasig. In der Mitte der Pseudopodien (Axopodien) der Achsenfaden.

Skeletbildungen treten vielfach in Form eines Gehäuses auf, zu welchem noch ein aus Strontiumsulfat oder Kieselsubstanz gebildetes Skeletgerüst hinzutreten kann *(Radiolaria)*.

Die Vermehrung erfolgt durch Teilung oder Knospung oder Zerfallsteilung im vollständig differenzierten oder auch im rückdifferenzierten Zustande. Die Teilsprößlinge erlangen häufig die Form von Geißelschwärmern, sind dann länglich gestreckt und am Vorderende mit einer oder zwei Geißeln ausgestattet. Die Geißelschwärmer treten im Entwicklungskreise aller Rhizopoden unter bestimmten Bedingungen auf und weisen auf nahe Verwandtschaft mit den Flagellaten hin.

1. Ordnung. **Amoebozoa.**[1])

Nackte oder beschalte monaxone Rhizopoden, die sich entweder durch Hinfließen ihres Protoplasmaleibes oder durch Pseudopodien bewegen, mit oder ohne pulsierende Vakuole.

---

[1]) Außer d'Orbigny, Ehrenberg, Dujardin, Williamson, Greeff, Carter, Leidy, Hertwig und Lesser, Bütschli, Schewiakoff vgl. Max

Das Protoplasma, aus dem sich der Körper dieser Tiere aufbaut, läßt entweder ein zäheres homogenes Ectoplasma von einem flüssigeren, körnchenreicheren Entoplasma unterscheiden, oder es ist keine solche Sonderung nachweisbar. Die Bewegung erfolgt bei manchen Formen auf die Weise, daß ihr ganzer Körper hinfließt; in allen übrigen Fällen werden Pseudopodien entweder allseitig oder von einer beschränkten Stelle entsendet. Bei festsitzenden Formen dienen die Pseudopodien bloß der Nahrungsaufnahme. Die Pseudopodien sind häufig fingerförmig, lappig und unverästelt, seltener spitz und verästelt, in vielen Fällen feinfädig und mit ihren Verästelungen zu einem Netzwerk anastomosierend (Fig. 248). Pulsierende Vakuolen finden sich nur bei den Süßwasserformen. Der Kern ist in einfacher oder in größerer Zahl vorhanden. Neben dem (vegetativen) Zellkern wurde bei *Arcella, Euglypha, Difflugia, Polystomella* u. a. ein Chromidialnetz gefunden, das der Substanz der Geschlechtskerne entspricht und aus dem die Kerne der Gameten hervorgehen (R. Hertwig, Schaudinn), während der vegetative Kern zugrunde geht (Fig. 19).

Viele Amoebozoen sind nackt, die größere Zahl ist mit einer Schale versehen. Die Schale ist gewöhnlich monaxon, sie ist entweder einkam-

---

Schultze, Über den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854. Carpenter, Introduction to the Study of the Foraminifera. London 1862. Reuss, Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen. Wien 1861. Fr. E. Schulze, Rhizopodenstudien. Arch. f. mikr. Anat. 1874—1877. W. Archer, Résumé of recent contributions to our knowledge of „Freshwater Rhizopoda". Quart. Journ. micr. sc. 1877. A. Gruber, Studien über Amoeben. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLI. 1884. H. Brady, Report on the Foraminifera. Challenger Report. Zoology IX. 1884. M. Neumayr, Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Foraminiferen. Sitzgsb. Akad. Wien. 1887. F. Blochmann, Zur Kenntniss der Fortpflanzung von Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. XIII. 1887. J. Lister, Contributions to the life-history of the Foraminifera. Phil. Transact. London 1895. Fr. Schaudinn, Ueber den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitzgsb. Ges. naturf. Freunde Berlin 1895. Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn. Abh. Akad. Berlin. 1899. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. kais. Gesundheitsamt. XIX. 1903. Fr. Schardinger, Entwicklungskreis einer Amoeba lobosa (Gymnamoeba): Amoeba Gruberi. Sitzgsb. Akad. Wien. 1899. R. Hertwig, Ueber Encystirung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschr. für Kupffer. Jena 1899. F. Chapman, The Foraminifera. London 1902. J. Cash and J. Hopkinson, The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa. Rhizopoda. 2 vls. London 1905, 1910. F. E. Schulze, Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Wiss. Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exp. XI. 1905. F. W. Winter, Zur Kenntniss der Thalamophoren. Arch. f. Protist. X. 1907. F. Doflein, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. Ebendas. Suppl. I. 1907. B. Swarczewsky, Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris Ehrbg. Ebendas. XII. 1908. H. v. Staff, Die Anatomie und Physiologie der Fusulinen. Zoologica. LVIII. 1910. J. A. Cushman, A Monograph of the Foraminifera of the North Pacific Ocean. 4 Thle. Bull. Nation. Mus. Washington. 1910—1914. L. Rhumbler, Die Foraminiferen (Thalomophoren) der Plankton-Expedition etc. 2 Thle. Ergebn. der Plankt.-Exp. 1911—1913. A. Schepotieff, Untersuchungen über niedere Organismen. Zool. Jahrb. XXXII. 1911. C. Janicki, Paramoebenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. CIII. 1912.

merig (monothalam) oder aus vielen, nach bestimmten Gesetzen aneinander gereihten Kammern zusammengesetzt (polythalam), deren Räume durch feinere Gänge oder größere Öffnungen der Scheidewände untereinander kommunizieren. Die Schale besitzt entweder nur eine größere Öffnung, durch welche die Pseudopodien hervortreten, während die übrigen Wandteile undurchbohrt (imperforat) sind, oder es sind außer der Hauptöffnung noch zahlreiche Poren vorhanden (perforat). Die Schalensubstanz besteht aus einer chitinösen organischen Substanz, welche verkalkt sein kann oder

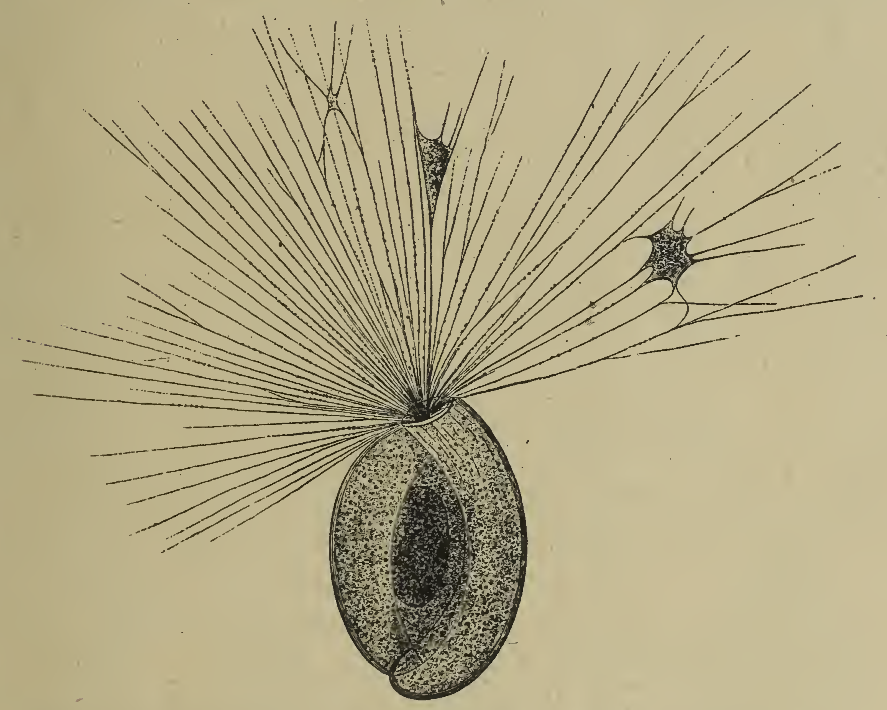


Fig. 248. *Miliola tenera* mit Pseudopodiennetzen (nach M. Schultze). $^{72}/_{1}$

auch Sandteilchen aufnimmt (sandschalige Formen). Seltener ist die Schale kieselig. Bei zahlreichen polythalamen Formen ist Dimorphismus der Schale beobachtet (Fig. 234).

Die Fortpflanzung erfolgt durch Teilung, Knospung oder Zerfallsteilung. Bei den Gehäuse tragenden Formen des Süßwassers tritt (bei *Euglypha* nach vorausgegangener Neubildung der Schalenplättchen im Innern des Tieres) ein Teil des Protoplasmas aus der Schale hervor und bildet sodann seine Schale, ehe es sich vom Muttertier trennt. Bei manchen marinen Formen (*Ammodiscus, Peneroplis* u. a.) findet frühzeitige Ausbildung der Schale schon vor Austritt der Jungen aus der mütterlichen Schale statt. Im anderen Falle (*Calcituba, Arcella* u. a.) treten die Teilsprößlinge als nackte amoebenartige Formen aus, um erst dann die Schale zu bilden. Auch das Auftreten von mit einer oder zwei Geißeln ausgestatteten

Schwärmsprößlingen wurde beobachtet. Die Kopulation erfolgt zwischen Schwärmsprößlingen, bei *Euglypha* auch im vegetativen (amoeboiden) Zustande. Bei *Polystomella, Peneroplis* findet sich ein mit Dimorphismus verbundener Generationswechsel, in welchem eine mikrosphärische Generation mit einer megalosphärischen Generation alterniert (vgl. pag. 248). Erstere produziert, indem das Plasma des Muttertieres ausfließt, kleine amoebenartige Junge, letztere Geißelschwärmer, die kopulieren (Fig. 234). Ein solcher Generationswechsel verbunden mit Dimorphismus wurde auch bei *Trichosphaerium* u. a., ohne ausgebildeten Dimorphismus der Schale bei *Arcella* beobachtet. Encystierung kommt bei Süßwasserformen verbreitet vor; mit ihr ist zuweilen ein Vermehrungsprozeß verbunden.

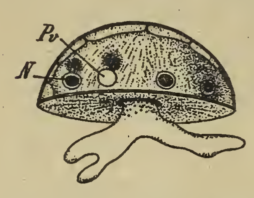
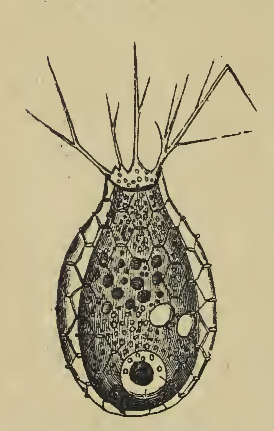


Fig. 249. *Arcella vulgaris* (nach Bütschli). ca. $^{250}/_1$ *N* Kern, *Pv* pulsierende Vakuole.

Die Amoebozoen leben im Wasser oder in feuchter Erde, wenige parasitisch. Trotz der geringen Größe beanspruchen die Schalen der marinen, als *Foraminiferen* bezeichneten Formen eine nicht geringe Bedeutung, indem sie einesteils im Meeressande in ungeheurer Menge angehäuft liegen, anderenteils als Fossilien namentlich in der Kreide und in Tertiärbildungen gefunden werden und ein wesentliches Material zu dem Aufbau der Gesteine geliefert haben. Foraminiferen finden sich schon im Kambrium. Die auffallendsten, durch ihre bedeutende Größe hervorragenden Formen sind die *Nummuliten* in der mächtigen Formation des sog. Nummulitenkalkes. Ein Grobkalk des Pariser Beckens, welcher als vortrefflicher Baustein benützt wird, enthält die *Triloculina trigonula* (Miliolitenkalk).


Fig. 250. *Euglypha globosa* (nach Hertwig und Lesser). $^{650}/_1$

Die meisten Amoebozoen bewegen sich kriechend auf dem Grunde oder an Pflanzen. Indessen werden Globigerinen und Orbulinen auch planktonisch angetroffen, deren Schalen nach dem Absterben der Tiere sich in sehr bedeutenden Tiefen am Meeresboden stellenweise aufhäufen (sog. Globigerinenschlamm) und zu fortdauernden Ablagerungen führen.

1. Tribus. *Amoebea.* Amoebozoen ohne Schale. *Amoeba proteus* Pall. In fauligem Süßwasser. *A. verrucosa* Ehrbg., in feuchter Erde. *A. (Hyalodiscus) limax* Duj., *A. (Dactylosphaera) polypodia* Pall. (Fig. 246). Süßwasser. *A. (Protogenes) porrecta* M. Schultze, Adria (Fig. 25), *Entamoeba coli* Loesch, kommensalisch im Dickdarm des Menschen. *E. dysenteriae* Councilman et Lafleur (*tetragena* Viereck, wahrscheinlich identisch mit *histolytica* Schaud.), parasitisch im Dickdarm des Menschen. Ursache der Amoebenenteritis. In den Tropen und Subtropen weit verbreitet. *Pelomyxa palustris* Grff., im Schlamme von Süßwässern. Hier läßt sich anschließen: *Trichosphaerium sieboldi* Schn. Mit von radiär stehenden Stäbchen besetzter Hülle. Adria, Nordsee.

2. Tribus. *Astrorhizidea.* Amoebozoen mit regellos verzweigtem, aus Sand und Schlamm bestehendem offenen Gehäuse oder mit sternförmiger Kammer. Sind die ursprünglichsten beschalten Formen. *Placopsilina vesicularis* H. Brady, festgewachsen; *Rhabdammina abyssorum* Sars (Fig. 252 *a*), über alle Meere verbreitet; *Astrorhiza limicola* Sandahl. *Haliphysema tumanowiczi* Bwbk. Gehäuse keulenförmig, festgewachsen, großenteils aus Spongiennadeln bestehend. Nordatlant. Oz.

Hier schließen sich vielleicht die der Tiefsee angehörigen *Xenophyophora* F. E. Sch. an. Es sind bis 7 *cm* große, scheibenförmige, klumpige, baumartig verzweigte oder fächerförmige Körper, die aus netzartig verbundenen oder dendritisch verzweigten Röhren gebildet werden, zwischen denen sich ein Gerüst durch Kittmasse verbundener Fremdkörper findet. Die feineren Röhren sind von einem vielkernigen Plasma erfüllt.



Fig. 251. *Difflugia oblonga* (aus Carus). ca. 350/1 *p* Pseudopodien, *n* Nucleus.

3. Tribus. *Gromidea.* Gehäuse napfförmig und monothalam, chitinös, sandig, kalkig oder kieselig, perforat oder imperforat. *Arcella vulgaris* Ehrbg. mit bräunlicher, hexagonal skulpturierter, mehr flacher Schale. Pseudopodien fingerförmig (Fig. 249). *Difflugia pyriformis* Perty, mit birnförmiger sandiger Schale (Fig. 251). *Centropyxis aculeata* Ehrbg. Alle im Süßwasser. *Chlamydophrys enchelys* Ehrbg. In den Faeces verschiedener Tiere und des Menschen. *Euglypha alveolata* Duj., *E. globosa* Cart. Schale aus Kieselplättchen aufgebaut, Pseudopodien spitz, dichotom verästelt (Fig. 250). *Microgromia socialis* Arch. Mit chitinöser Schale; meist zu Kolonien vereinigt. Alle im Süßwasser. Marin sind: *Saccammina sphaerica* Sars. Schale sandig. Atlantischer und Stiller Ozean. *Gromia oviformis* Duj. Schale chitinös. Mittelmeer. *Lagena vulgaris* Williams. Schale flaschenförmig, perforat. Kosmopolit.

4. Tribus. *Textularidea.* Schale aus zwei- oder mehrzeilig angeordneter Reihe von Kammern bestehend. Sandig oder kalkig, meist perforat. *Textularia agglutinans* Orb. (Fig. 252 *b*). Weit verbreitet. *Pavonina flabelliformis* Orb. Ind. Oz.

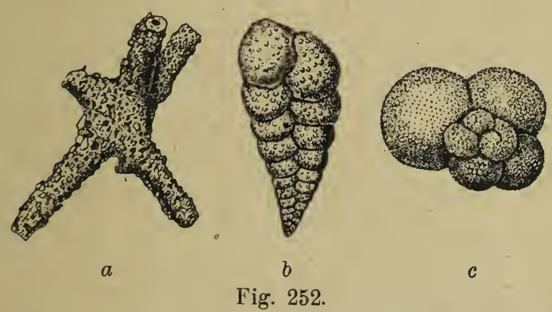


Fig. 252.
a Rhabdammina abyssorum. 6/1 *b Textularia agglutinans.* 16/1 *c Globigerina bulloides.* 24/1 (Nach Brady.)


Fig. 253. Nummulitenkalkstein mit Horizontaldurchschnitten von *Nummulites* (nach Zittel).

5. Tribus. *Cornuspiridea.* Schale gewunden, selten einkammerig, meist vielkammerig; sandig oder kalkig porzellanartig, meist imperforat. *Ammodiscus incertus* Orb. Schale einkammerig, sandig. Über alle Meere verbreitet. *Cornuspira foliacea* Phil. Schale monothalam, kalkig, imperforat. Weit verbreitet. *Spirillina vivipara* Ehrbg. Monothalam, perforat. *Miliola tenera* M. Schultze (Fig. 248). *Spiroloculina planulata* Lm. Weit verbreitet. Beide vielkammerig. *Peneroplis planatus* F. M. Vielkammerig. *Calcituba polymorpha* Roboz, mit röhriger gekammerter Schale, festsitzend. Adria. *Orbitolites complanata* Lm. Vielkammerig, mit Ausnahme der innersten alle Kammern kreisförmig geschlossen und durch Radialsepten untergeteilt. Weit verbreitet.

6. Tribus. *Nodosaria-Endothyridea.* Mit einreihig gekammerter, gestreckter oder gewundener Schale. Sandig oder kalkig hyalin, meist perforat. *Lituola* Lm. *Nodosaria* Lm. Schale gestreckt. *Haplophragmium* Reuß. Schale sandig, gewunden. *Polystomella strigilata* F. M. Schale kalkig, spiral gewunden, mit Kanalsystem. *Globigerina bulloides* Orb. Schale mit kugelig aufgetriebenen Kammern, gewöhnlich mit Stacheln besetzt, die leicht abfallen (Fig. 252 *c*). *Orbulina* Orb., *Rotalia beccarii* L., *Discorbina* P. J. (Fig. 254). Im Meere. *Endothyra* Phillips. Fossil. *Polytrema miniaceum* Pall., festgewachsen, baumförmig. *Nummulites* Lm. (Fig. 253). Schale sehr vielkammerig, symmetrisch spiral aufgerollt, mit hochentwickeltem Kanalsystem. Alle marin.

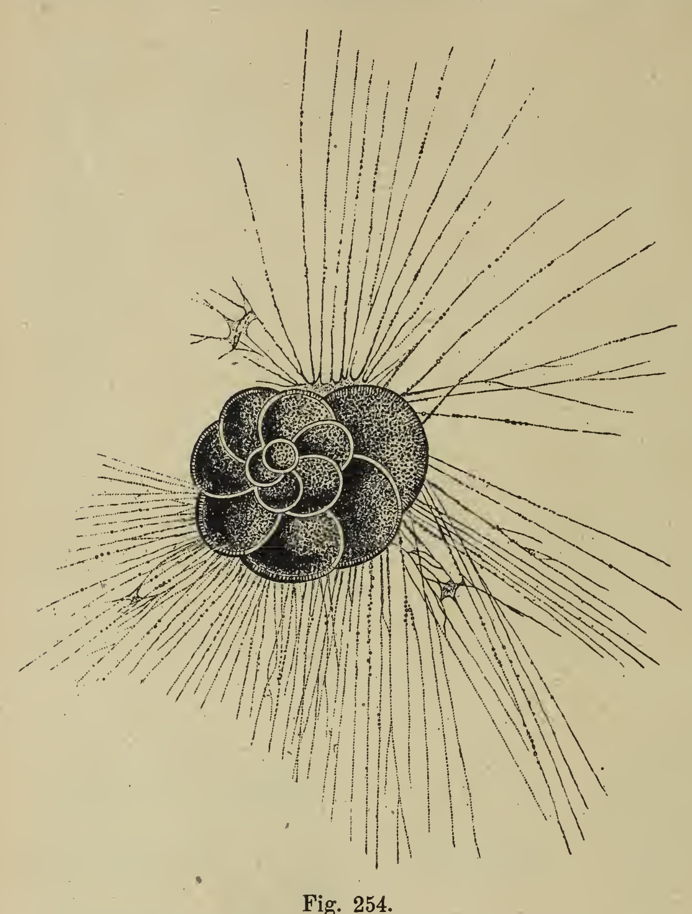


Fig. 254.
Discorbina (Rotalia veneta, nach M. Schultze). $^{72}/_{1}$

2. Ordnung. Heliozoa,[1]) Sonnentierchen.

Kugelige Rhizopoden meist des süßen Wassers, meist mit pulsierender Vakuole, mit feinen, radiär ausstrahlenden Pseudopodien (Axopodien), einem oder mehreren Kernen, zuweilen mit radiärem Kieselskelet.

Der meist in Ento- und Ectoplasma geschiedene vakuolisierte Plasmaleib entsendet nach allen Richtungen zähe strahlenförmige Pseudopodien (Fig. 255). Sie werden durch einen Achsenfaden gestützt (Axopodien)

---

[1]) L. Cienkowsky, Ueber Clathrulina. Arch. f. mikr. Anat. III. 1867. R. Greeff, Ueber Radiolarien und Radiolarien-artige Rhizopoden des süßen Wassers. Ebenda. V u. XI. 1869 u. 1875. R. Hertwig u. Lesser, Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Ebenda. Suppl. X. 1874. A. Brauer, Ueber die Encystierung von Actinosphaerium Eichhorni Ehrbg. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVIII. 1894. Fr. Schaudinn, Heliozoa: Das Thierreich. Probeliefg. 1896. R. Hertwig, Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. Akad. München. 1898. Ferner Archer, Fr. E. Schulze u. a.

(Fig. 247) und sind mehr oder minder starr, nicht zu Netzbildungen befähigt. Der Körper ist entweder nackt oder von einer gallertigen Hülle umgeben *(Chlamydophora)*. In anderen Fällen findet sich ein Skelet, das aus radiär angeordneten Kieselstacheln *(Acanthocystis)* oder einem gegitterten Kieselgehäuse *(Clathrulina)* (Fig. 256) besteht und den Skeletbildungen der Radiolarien ähnelt, so daß man die Heliozoen geradezu als *Süßwasserradiolarien* bezeichnet hat. Indessen fehlt die für die Radiolarien eigentümliche Zentralkapsel. Kerne können ein oder mehrere im Entoplasma auftreten (Fig. 247). Pulsierende Vakuolen sind meist vorhanden. Die Fortpflanzung erfolgt durch Teilung, zuweilen nach vorausgegangener Cystenbildung *(Actinosphaerium)* oder durch Knospung. Auch Vermehrung durch Geißeln tragende Schwärmer wurde nachgewiesen *(Clathrulina)*. Autogamie findet sich bei *Actinosphaerium* (vgl. pag. 208). Nicht selten verschmelzen mehrere Individuen zu Kolonien.

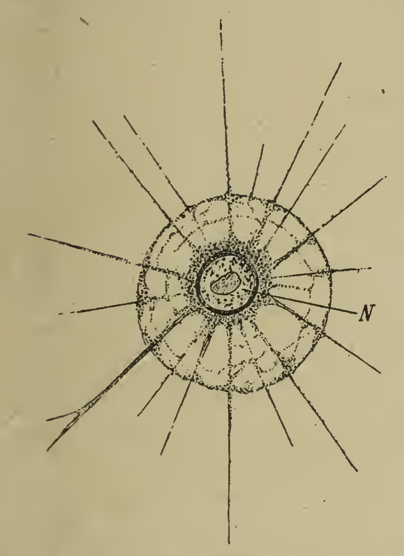


Fig 255. Junges, noch einkerniges *Actinosphaerium eichhorni* (nach Fr. F. Schulze). $^{300}/_{1}$
N Nucleus.

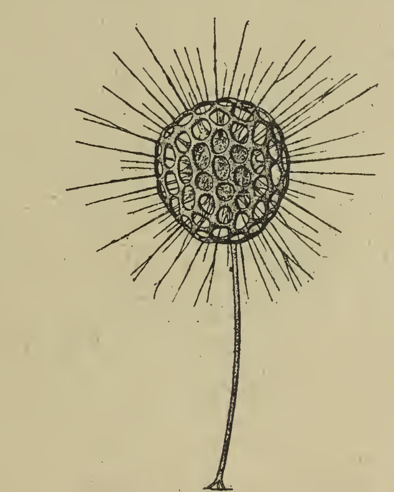


Fig. 256. *Clathrulina elegans* (nach Greeff). $^{175}/_{1}$

Fam. *Aphrothoraca*. Kieselausscheidungen fehlen. *Myxastrum radians* H. Marin. Kanar. Ins. *Actinophrys sol* Ehrbg. Mit nur einem Kern. Im Süßwasser und Meere. *Actinosphaerium eichhorni* Ehrbg. Zahlreiche Kerne im Entoplasma. Im Süßwasser. Weit verbreitet (Fig. 247, 255).

Fam. *Chlamydophora*. Mit meist gallertiger Hülle, die zuweilen Fremdkörper enthält. *Heterophrys myriopoda* Arch. Süßwasser. Europa.

Fam. *Chalarothoraca*. Mit Kieselplättchen oder Kieselstacheln. *Raphidiophrys elegans* Hertw. Lesser. Koloniebildend. Süßwasser. Weit verbreitet. *Acanthocystis turfacea* Cart. Süßwasser. Europa, Nordamerika. Hier läßt sich *Sticholonche zanclea* R. Hertw. anschließen. Mit membranartiger Umhüllung und Bündeln von divergierenden Stacheln. Mittelmeer.

Fam. *Desmothoraca*. Mit gegitteter Kieselschale. *Clathrulina elegans* Cienk. Schale gestielt. Im Süßwaser. Weit verbreitet (Fig. 256).

3. Ordnung. **Radiolaria,**[1]) **Radiolarien.**

Marine Rhizopoden mit Zentralkapsel und mit Strontiumsulfat- oder Kieselskelet, ohne pulsierende Vakuole.

Der kugelige oder monaxon gestaltete Körper weist eine häutige, von Poren durchsetzte Kapsel *(Zentralkapsel)* auf, die den zentralen Teil des Protoplasmas *(intrakapsuläre Sarcode)* mit Bläschen und Körnchen, ferner Fettropfen und Ölkugeln, Eiweißkörper, seltener Kristalle, sowie einen großen Kern (Binnenblase) oder zahlreiche kleine Kerne umschließt (Fig. 257). Extrakapsulär findet sich ein Gallertmantel, von der extrakapsulären Sarcode durchzogen, die an der Oberfläche nach allen Seiten in zähflüssige, in manchen Fällen *(Acanthometridae)* von Achsenfäden gestützte Pseudopodien ausstrahlt; zuweilen trifft man Vakuolen (sog. Alveolen) in den extrakapsulären Protoplasmanetzen sowie gewöhnlich zahlreiche gelbe Zellen (symbiotisch lebende *Zooxanthellen*), manchmal auch Pigmenthaufen. Bei den *Acanthometriden* kann der Gallertmantel mittels feiner, rasch kontraktiler Fäden im Umkreis der Stacheln ausgespannt werden (Fig. 258).

Der extrakapsuläre Leib steht durch Öffnungen der Zentralkapselwand mit der intrakapsulären Sarcode in Verbindung. Die Wand der Zentralkapsel ist entweder von sehr zahlreichen und feinen Poren im ganzen Umkreis durchsetzt *(Peripylaria)*, oder es sind die Poren auf ein begrenztes Feld beschränkt *(Monopylaria)*, oder endlich es bestehen in der Zentralkapselwand nur wenige (meist drei) größere Öffnungen *(Tripylaria)*. Pulsierende Vakuolen fehlen.

Manche Radiolarien (*Sphaerozoen*, die Qualster) sind kolonienbildend. Bei ihnen liegen zahlreiche, durch Teilung sich vermehrende Zentralkapseln in einer gemeinsamen Gallerte und sind durch die extrakapsuläre Sarcode untereinander verbunden. Nur wenige Radiolarien bleiben ohne feste Einlagerungen, in der Regel enthält der Weichkörper ein aus soliden oder hohlen, mit Gallerte erfüllten Kieselnadeln oder aus Nadeln von Strontiumsulfat *(Acantharia)* aufgebautes Skelet, das entweder ganz außerhalb der Zentralkapsel liegt oder in ihr Inneres hineinragt (Fig. 258). Im ein-

---

[1]) Joh. Müller, Ueber die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren. Abhandl. Akad. Berlin. 1858. E. Haeckel, Die Radiolarien. Berlin 1862. O. Bütschli, Beitrag zur Kenntniss der Radiolarienskelette, insbesondere der Cyrtida. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVI. 1881. R. Hertwig, Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876. Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879. K. Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Neapel. 1885. E. Haeckel, Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger. London 1887. A. Borgert, Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien. Zool. Jahrb. XIV. 1900. II. Teil Arch. f. Protist. XIV. 1909. K. Brandt, Beiträge zur Kenntniss der Colliden. Arch. f. Protist. I. 1902. W. Schewiakoff, Beiträge zur Kenntniss der Radiolaria-Acanthometrea. Mém. Acad. St. Petersburg 1902. A. Popofsky, Die Acantharia der Plankton-Expedition. 2 Tle. 1904, 1906. V. Haecker, Tiefsee-Radiolarien. Wiss. Ergebn. Deutsche Tiefsee-Exp. XIV. 1908. Ferner Dreyer, Karawaiew, Immermann, W. J. Schmidt, Huth u. a.

fachsten Falle besteht das Skelet aus kleinen vereinzelten, einfachen oder gezackten Kieselnadeln, die um die Peripherie des Körpers ein feines Schwammwerk zusammensetzen; auf einer weiteren Stufe tritt eine Gitterschale mit radiären Kieselstacheln auf, die in gesetzmäßiger Zahl und Anordnung nach der Peripherie ausstrahlen (Fig. 259); zu diesen kann sich ein peripherisches Netzwerk hinzugesellen oder es können mehrere konzentrische Gitterkugeln vorhanden sein; in anderen Fällen finden sich monaxone einfache oder zusammengesetzte Gitternetze und durchbrochene Gehäuse von äußerst mannigfacher Gestalt (von Helmen, Vogelbauern etc.), auf deren Peripherie sich Spitzen erheben können (Fig. 260).

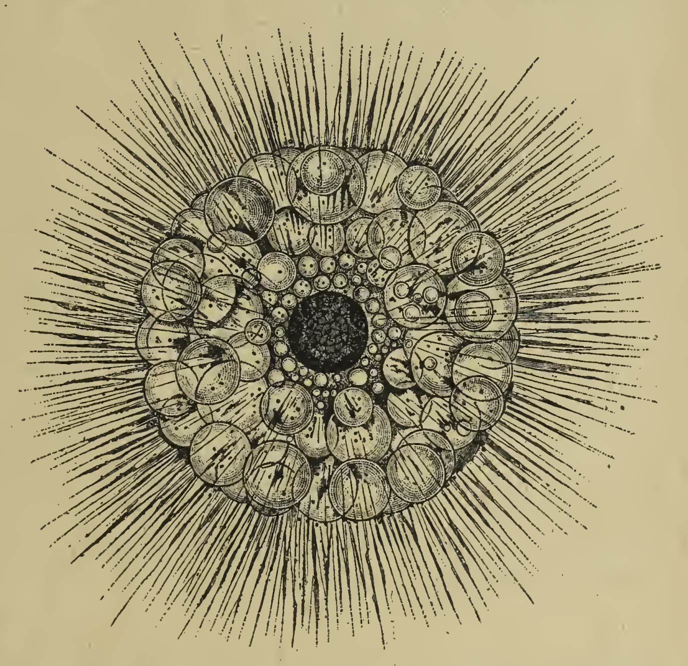


Fig. 257. *Thalassophysa (Thalassicolla) pelagica* mit Zentralkapsel und Binnenblase (Kern), mit zahlreichen Vakuolen im extrakapsulären Protoplasma (nach Haeckel). $^{20}/_{1}$

Die Fortpflanzung erfolgt durch Teilung im vegetativen Zustande, gewöhnlich jedoch durch Zerfallsteilung, bei der aus dem Inhalte der Zentralkapsel mit zwei Geißeln ausgestattete Schwärmsprößlinge hervorgehen, welche durch Platzen der Zentralkapsel frei werden. Die Schwärmer enthalten je ein sog. Kristalloid im Innern und werden Isosporen oder Kristallschwärmer genannt. Außerdem wurden Mikrosporen und Makrosporen beobachtet, die wahrscheinlich eine Kopulation eingehen. Aller Wahrscheinlichkeit nach besteht auch ein Generationswechsel zwischen durch Teilung oder Isosporen sich vermehrenden und Mikro- und Makrosporen produzierenden Generationen. Bemerkenswert ist die Beobachtung eines besonderen Geschlechtskernes und eines Dauerkernes bei *Oroscena* (Haecker).

Die Radiolarien sind Meeresbewohner und flottieren nahe der Oberfläche, vermögen aber auch in tiefere Schichten zu sinken, wie denn manche Formen *(Tripylaria)* in den größten Meerestiefen gefunden werden.

Auch fossile Radiolarienreste sind in großer Zahl bekannt geworden, z. B. aus dem Kreidemergel und Polierschiefer von einzelnen Küstenpunkten des Mittelmeeres (Caltanissetta in Sizilien, Zante und Aegina in Griechen-

land), besonders aus Gesteinen von Barbados und den Nikobaren. Ebenso haben sich Ablagerungen aus sehr bedeutenden Meerestiefen reich an Radiolarienskeletten erwiesen (Radiolarienschlamm).

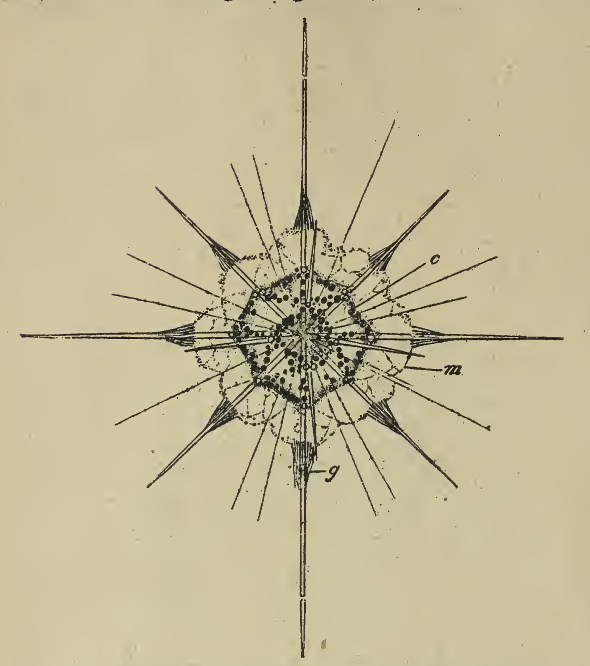


Fig. 258. *Acanthometron elasticum* (nach R. Hertwig). $^{180}/_1$

c Zentralkapsel, *m* extrakapsulärer Weichkörper, *g* kontraktile Fäden (sog. Gallertcilien).

1. Unterordnung. *Peripylaria (Spumellaria).* Membran der Zentralkapsel allseitig von zahlreichen feinen Poren durchsetzt. Skelet fehlt oder besteht aus soliden Kieselnadeln oder wird durch Gitterkugeln oder ein spongiöses Netzwerk mit Stacheln gebildet. *Thalassophysa (Thalassicolla) pelagica* H. (Fig. 257); *Thalassicolla nucleata* Huxl. Beide ohne Skelet. Mittelmeer. *Oroscena* H. Tiefsee. Weit verbreitet. *Collozoum inerme* J. Müll. Koloniebildend, ohne Skelet. *Sphaerozoum punctatum* Huxl. Koloniebildend, Individuen mit Skelet aus losen Nadeln. *Collosphaera huxleyi* J. Müll. Koloniebildend, Individuen mit Gitterschale. *Heliosphaera actinota* H. Atl. Oz., Mittelmeer. *H. echinoides* H. Mittelmeer. Mit einer Gitterschale (Fig. 259). *Hexacontium (Actinomma) asteracanthion* H. Mit drei konzentrischen Gitterschalen. *Stylodictya arachnia* J. Müll. Skelet scheibenförmig. Kosmopolitisch.

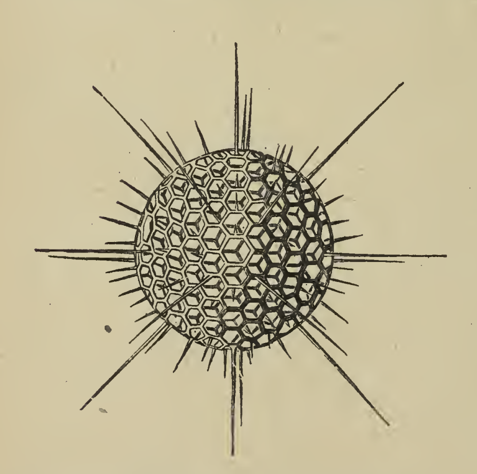


Fig. 259. Skelet von *Heliosphaera echinoides* (nach Haeckel). $^{280}/_1$

2. Unterordnung. *Acantharia.* Membran der Zentralkapsel meist sehr zart und allseitig durchbohrt. Skelet aus 20 radialen Stacheln von Strontiumsulfat, die im Zentrum des Körpers zusammenstoßen. *Acanthometron pellucidum* J. Müll. *A. elasticum* H. (Fig. 258). *Amphilonche elongata* J. Müll. Kosmopolit.

3. Unterordnung. *Monopylaria (Nassellaria).* Zentralkapsel monaxon, nur mit einem Porenfeld. Skelete meist helmförmige und käfigähnliche Gittergehäuse. *Theopilium (Eucyrtidium) cranoides* H. Mittelmeer (Fig. 260). *Lithocircus annularis* J. Müll. Skelet ein einfacher Kieselring. Kosmopolit.

4. Unterordnung. *Tripylaria (Phaeodaria).* Zentralkapsel mit doppelter Membran, mit einer von Pigment (Phaeodium) umlagerten Hauptöffnung und meist zwei

kleineren Nebenöffnungen. Skelet aus hohlen Kieselnadeln gebildet. *Aulacantha scolymantha* H. *Aulosphaera trigonopa* H. *Coelodendrum ramosissimum* H. Kosmopolit. *Challengeria naresi* Murr. Mit ovoider Schale. Kosmopolit. Tiefsee.

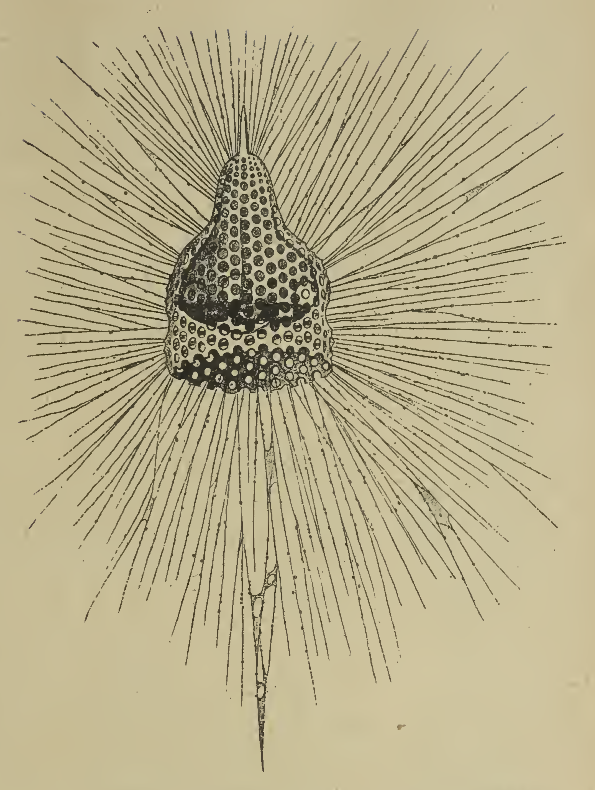


Fig. 260. *Theopilium (Eucyrtidium) cranoides* (nach Haeckel). 240/1

III. Klasse. **Sporozoa.**[1])

Parasitische Protozoen, die flüssige Nahrung osmotisch aufnehmen und in deren Lebenszyklus eine Vermehrung durch meist mit fester Hülle umgebene Sprößlinge, sog. Sporen, auftritt.

Die einfachsten Sporozoen sind im erwachsenen Zustande ruhende kugelige bis sphäroidische *(Coccidia)* oder amoeboide *(Haemosporidia)* Protozoen, die intrazellulare Schmarotzer sind. Das Cytoplasma zeigt keine Differenzierung in Ecto- und Entoplasma und enthält einen einfachen Kern (Fig. 262). Die *Gregariniden* dagegen sind von wurmförmig gestrecktem Körper, an dem sich Ecto- und Entoplasma unterscheiden lassen (Fig. 261); der Körper der höher entwickelten Formen (Fig. 263 *a*) zeigt drei Teile: 1. den vergänglichen Epimerit, der, mit Borsten und Haken ausgestattet, zur Befestigung dient; 2. einen kurzen

[1]) Außer N. Lieberkühn vgl. Aimé Schneider, Contributions à l'histoire des Grégarines des invertebrés de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. expérim. IV. 1875. O. Bütschli, Kleine Beiträge zur Kenntniss der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. 1881. G. Balbiani, Leçons sur les sporozoaires. Paris 1884. W. Schewiakoff, Ueber die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVIII. 1894. P. Thélohan, Recherches sur les Myxosporidies. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. XXVI. 1895 . v. Wasielewski, Sporozoenkunde. Jena 1896. A. Labbé, Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies. Arch. zool. expérim. 1896. Sporozoa in: Thierreich. Lief. 5, 1899. F. Doflein, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien. Zool. Jahrb. XI. 1898. M. Siedlecki, Ueber die geschlechtl. Vermehrung der Monocystis ascidiae. Bull. Akad. d. Wiss. Krakau 1899. Fr. Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool.

Protomerit; 3. den zu hinterst gelegenen Deutomerit mit dem stets einfachen Kern, der aber zur Zeit der Kopulation eine Scheidung in einen vegetativen und einen Generationskern erfährt; Protomerit und Deutomerit sind durch eine ectoplasmatische Scheidewand getrennt. Nach außen ist der Körper der *Gregarinen* von einer Cuticula bekleidet, unter der eine subcuticulare Gallertschichte liegt. Nach innen folgt das Ectoplasma, das gegen das Entoplasma zu ringförmig verlaufende Muskelfibrillen (Myoneme) ausbildet, welche die Kontraktionen des Körpers bewirken. Die Lokomotion der *Gregarinen* beschränkt sich auf ein langsames Fortgleiten; es wird verursacht durch die Abscheidung gallertiger Fäden nach hinten, wodurch das Tier langsam vorwärtsgeschoben wird. Das Entoplasma ist trübkörnelig und enthält Körner von Paraglycogen eingelagert. Die junge *Gregarine* ist häufig zunächst Zellparasit, tritt jedoch mit ihrer Größenzunahme aus der Zelle heraus. Formen mit Epimerit bleiben durch diesen an den Zellen befestigt, lösen sich aber schließlich ganz ab. Oft sind die *Gregarinen* in zwei- oder mehrfacher Zahl, zuweilen zu langen Ketten aneinandergeheftet. Alle diese Sporozoen gehören der Gruppe der *Telosporidia* an.



Fig. 261. *Gonospora terebellae* (nach Aimé Schneider).

Eine zweite Gruppe von Sporozoen, die *Neosporidia,* sind im ausgebildeten Zustande vielkernig und bewegen sich entweder amoeboid oder sind unbeweglich.

Alle Sporozoen nehmen osmotisch flüssige Nahrung auf; kontraktile Vakuolen fehlen.

Die Fortpflanzung erfolgt durch häufig das Bild einer Knospung gewährende Zerfallsteilung. Kopulation wurde vielfach beobachtet. Überall findet die Entwicklung sog. Sporen statt, und zwar entweder am Ende *(Telosporidia)* oder fortlaufend während der ganzen Vegetationsperiode *(Neosporidia).* Bei den *Coccidien* und *Schizogregarinaria* besteht ein Generationswechsel.

Jahrb. XIII. 1900. Studien über krankheitserregende Protozoen. Arbeit. a. d. kais. Gesundheitsamte. XVIII. 1902. B. Grassi, Studi di uno zoologo sulla malaria. R. Accad. d. Lincei. Roma 1900. (Deutsche Ausgabe 1901.) L. Cuénot, Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol. XVII. 1901. L. Léger, La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protist. III. 1904. M. Caullery et F. Mesnil, Recherches sur les Haplosporidies. Arch. zool. expér. 1905. G. Keysselitz, Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi Th. Arch. f. Protist. XI. 1908. L. Léger et O. Dubosq, Études sur la sexualité chez les Grégarines. Ebendas. XVII. 1909. E. Hesse, Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochètes. Arch. zool. expér. 1909. L. Mercier, Contribution à l'étude de la sexualité chez les Myxosporidies et chez les Microsporidies. Mém. Acad. Brüssel. 1909. M. Auerbach, Die Cnidosporidien. Leipzig 1910. A. Alexeieff, Recherches sur les Sarcosporidies. Arch. zool. expér. 1913. Ferner Danilewsky, Kloss, Eimer, Wolters, Schuberg, Pfeiffer, Laveran, Prowazek, Moroff, Schröder u. a.

Der Entwicklungszyklus von *Eimeria (Coccidium) schubergi* (Fig. 262) aus dem Darm von Lithobius forficatus verläuft folgenderweise: Das kugelige, in einer Darmepithelzelle parasitierende *Coccidium* produziert durch Zerfallsteilung (als *Schizogonie* bezeichnet) sichelförmige Keime *(Merozoiten)*, wobei ein Teil des Cytoplasmas als sog. Restkörper zurückbleibt. Diese Keime entwickeln sich zu einer gleichartigen Generation, die zu weiterer Selbstinfektion des Wirtstieres führt. Nach mehreren schizogonen Generationen werden die Merozoiten zum Teil zu *Makrogameten*, die Reservestoffe in sich aufspeichern und eine Reduktion des Kernes durch Ausstoßung des chromatischen Kernkörpers (Karyosoms) erfahren; andere liefern durch Teilung, mit Hinterlassung eines Restkörpers und gleichfalls



Fig. 262. Zeugungskreis von *Eimeria (Coccidium) schubergi* (nach Schaudinn). ca. $^{720}/_1$
a Sporozoit; *b* herangewachsenes Coccidium (Schizont) in einer Darmepithelzelle; *c* letzteres mit durch Teilung vermehrten Kernen; *d* in Bildung der Merozoiten begriffen; *e* Merozoit; *f* Mikrogametoblast in einer Epithelzelle eingeschlossen; *g* derselbe in Bildung der Mikrogameten begriffen; *h* Makrogamet innerhalb einer Epithelzelle, im Zustande der Ausstoßung von Kernsubstanz (Reifungsprozeß); *i* Befruchtungsprozeß; *k* copulierte Coccidie (Oocyste, Sporont) mit Hülle; *l* dieselbe in vier Sporen zerfallen; *m* in jeder Spore sind zwei sichelförmige Keime (Sporozoiten) gebildet.

unter Zugrundegehen des Karyosoms, zahlreiche mit zwei Geißeln versehene, sehr bewegliche *Mikrogameten*, welche (wie beim Befruchtungsprozeß der Metazoen) mit einem Makrogameten, der einen Empfängnishügel bildet, kopulieren. Die kopulierte Coccidie *(Oocyste* oder *Sporont)* scheidet nun eine feste Hülle ab und erzeugt durch Zerfallsteilung *(Sporogonie)* vier mit einer Schale umhüllte Sporen, jede Spore sodann durch Teilung zwei sichelförmige Keime *(Sporozoiten)*, wobei wieder ein Restkörper zurückbleibt.

Die Sporogonie erfolgt bei den meisten Coccidien außerhalb des Wirtes und dient der Übertragung des Parasiten auf andere Wirtstiere. In letzteren kriechen die Sporozoiten aus der Hülle aus, bohren sich in die Darmzellen ein und stellen wieder die schizogone Generation vor.

Unter den *Gregarinen* (Fig. 263) besteht ein Generationswechsel bei den *Eugregarinaria* nicht, und zwar ist die schizogene Generation ausge-

fallen. Die Fortpflanzung wird durch die Vereinigung (Syzygie) von zwei Individuen (eines männlich und eines weiblich veranlagten) eingeleitet. Es tritt sodann Encystierung der Syzygie ein. An beiden in der Syzygie

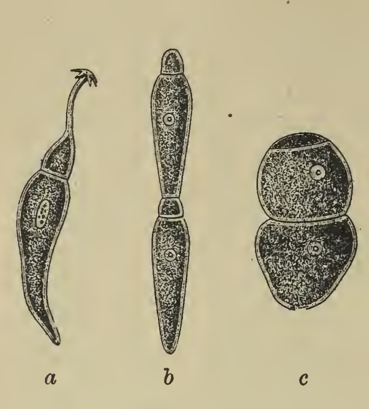


Fig. 263.

a Hoplorhynchus oligacanthus. $^{68}/_1$ — *b Gregarina (Clepsidrina) polymorpha.* Zwei Individuen in Syzygie. — *c* Dieselben kontrahiert auf dem Wege der Encystierung (nach Stein).

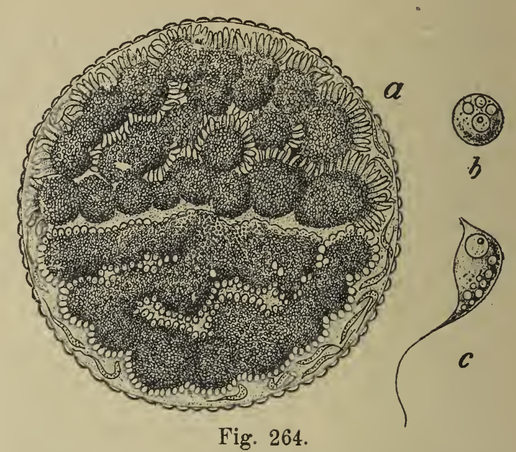


Fig. 264.

a Cyste von *Stylorhynchus oblongatus,* das obere Individuum in Bildung männlicher, das untere in Bildung weiblicher Gameten begriffen, einige männliche Gameten bereits frei, $^{145}/_1$; *b* weiblicher, *c* männlicher Gamet, ca. $^{1200}/_1$ (nach Léger).

vereinigten Individuen beobachtet man, daß der Kern einen Teil seines Inhaltes ausstößt, welcher einen neuen Kern, den eigentlichen Teilungskern, vorstellt, während der übrige große Kernrest mit dem Karyosom zugrunde geht. Es schnüren sich sodann nach lebhafter Vermehrung der Teilungskerne durch folgende Zerfallsteilung an der Oberfläche unter Hinterlassung eines großen Restkörpers kleine Zellen ab. Nun kopulieren je zwei solche, meist sich gleichende Zellen (Gameten) miteinander und es ist wahrscheinlich, daß die kopulierenden Zellen von je einem der gemeinsam encystierten Individuen herrühren. Dies wird durch Légers Beobachtungen bei *Stylorhynchus* bekräftigt; hier werden von dem einen der beiden in einer Cyste vereinigten Individuen unbewegliche kugelige (weibliche) Gameten, von dem anderen aber gestreckte bewegliche, mit einer Geißel versehene (männliche) Gameten produziert, die dann kopulieren (Fig. 264). Jede kopulierte Zelle wandelt sich durch die Ausbildung einer Hülle zu einer Spore (hier auch Pseudonavicelle genannt) um (Fig. 265) und erzeugt unter Hinterlassung eines sog. Restkörpers meist acht sichelförmige Keime (Sporozoiten). Die Entleerung der Cyste erfolgt nach Sprengung derselben oder durch besonders vorgebildete Röhren, sog. Sporoducte. Die Sporen dienen der Übertragung in ein anderes Wirtstier.



Fig. 265. Große Cyste einer Regenwurm-*Monocystis* mit reifen Sporen, in der Mitte ein Restkörper (nach Bütschli).

Für die *Neosporidien,* die durchwegs vielkernig sind, ist eigentümlich, daß die Sporenbildung bei gleichzeitigem Weiterwachsen des Körpers fortlaufend bis zum schließlichen vollständigen Zerfall in Sporen stattfindet. Auch ist für sie charakteristisch, daß sich in ihrem Körper zuerst abgegrenzte Plasmapartien, sog. Pansporoblasten ausbilden, welche die Sporen liefern. Jede Spore liefert nur *einen* amoeboiden Keimling (Fig. 268 *b*).

Nach Schaudinn wird die Klasse der Sporozoen in zwei Unterklassen eingeteilt, von Hartmann jedoch die Auflösung der Gruppe in zwei entsprechende Klassen vorgenommen.

I. Unterklasse. **Telosporidia.**

Einkernige Sporozoen, bei welchen die Sporenbildung am Schluß der vegetativen Periode eintritt.

1. Ordnung. **Coccidiomorpha.**

Intracellulär parasitierende Telosporidien, von rundlicher oder amoeboider Gestalt.

1. Unterordnung. *Coccidia.* Sporozoiten in Sporenhülle. Die Oocyste (Sporont) unbeweglich. *Eimeria (Coccidium) schubergi* Schaud. Im Darm von Lithobius forficatus (Fig. 262). *E. stiedae* Lindem. *(Coccidium oviforme* und *perforans* Leuck.) Häufiger Parasit in Darm und Leber des Kaninchens. Auch beim Menschen gefunden; ferner bei Rindern (hier Ursache der sog. roten Ruhr), bei Pferd, Ziege, Schwein (Fig. 266). *E. avium* Silvestrini u. Rivolta, im Darm des Hausgeflügels. *Adelea ovata* Aim. Schn. Im Darm von Lithobius forficatus. Hier schließen sich an *Haemogregarina stepanowi* Danilewsky. In dem Blute (den Blutkörperchen) der Sumpfschildkröte. Geschlechtliche Entwicklung in dem Egel Placobdella catenigera. *Lankesterella ranarum* Lank. Im Blute von Rana esculenta. *Haemoproteus danilewskyi* Grassi et Feletti. Im Blute von Vögeln. Übertragung durch Culex.

Fig. 266. *Eimeria stiedae* aus der Leber des Kaninchens (nach R. Leuckart).
a, b befruchtete Oocysten, *c, d* Zustände der Sporenbildung. ca. 580/1

Fig. 267.
a—f Plasmodium malariae (*a—e* nach Labbé, *f* aus Labbé nach Golgi). *a* Frisch infiziertes Blutkörperchen; *b, c* Blutkörperchen mit herangewachsenem Plasmodium, in welchem Pigment abgelagert ist; *d, e* die Plasmodien in Bildung der Keime begriffen; *f* freie Keime nach Zerfall des roten Blutkörperchens, um den Restkörper gelagert; *g* Oocyste mit reifen Sporozoiten von *Laverania malariae* (nach Grassi), die Sporozoiten um die Restkörper angeordnet.

2. Unterordnung. *Haemosporidia.* Während ihrer vegetativen Periode Parasiten in den roten Blutkörperchen von Wirbeltieren. Sporozoiten nicht in Sporenhüllen. Oocyste (Sporont) beweglich, wandert in neue

Zellen ein. Generationswechsel mit Wirtswechsel verbunden. *Proteosoma praecox* Grassi et Feletti. Im Blute von Vögeln. Übertragung durch Culex-Arten. *Laverania malariae* Grassi et Feletti. Ursache der gefährlichsten Malariaformen (Perniciosa, Quotidiana, Tropica). *Plasmodium vivax* Grassi et Feletti. Ursache des Tertianafiebers. *Pl. malariae* Laveran (Fig. 267). Ursache der Quartana. Erreger der verschiedenen Formen von Malaria des Menschen, in dessen Blut sich die schizogonen Generationen finden. Nach einer Reihe solcher kommen Geschlechtsindividuen (Gametocyten) zur Ausbildung. Die Übertragung erfolgt durch eine Culicide (Anopheles), in deren Darmhöhle von Malariakranken aufgenommene Gametocyten zu Makrogameten werden oder fadenförmige Mikrogameten liefern, die hier die Kopulation vollziehen. Die kopulierte Gamete wird nicht gleich zur ruhenden Oocyste, sondern wird spindelförmig und bleibt beweglich (sog. Ookinet), durchwandert das Darmepithel und gelangt in die Submucosa. Hier bilden sich aus der stark wachsenden Oocyste zahlreiche Sporoblasten, die, ohne eine Sporenhülle zu bilden, sich in zahlreiche Sporozoiten teilen. Die Sporozoiten werden in die Leibeshöhle der Mücke entleert und sammeln sich, wohl infolge chemotaktischer Anziehung, aus dem Blut in den Speicheldrüsen. Aus diesen gelangen sie mit dem Stich der Mücke wieder in das Blut des Menschen. Hier schließt sich an *Babesia bigemina* Smith et Kilborne. Im Rinde. Ursache des Texasfiebers. Übertragung durch Rinderzecken (Boophilus, Rhipicephalus).

2. Ordnung. **Gregarinida.**

Telosporidien von mehr minder wurmförmiger Gestalt, im erwachsenen Zustand extracellulare Parasiten des Darmes oder Coeloms wirbelloser Tiere.

1. Unterordnung. *Eugregarinaria.* Schizogonie fehlt. 1. Sektion. *Monocystidea.* Ohne Epimerit. *Monocystis lumbrici* Henle (*agilis* F. St.). In den Samenblasen von Lumbricus terrestris. *Gonospora terebellae* Köll. In Terebella, Audouinia (Fig. 261). 2. Sektion. *Polycystidea.* Mit Epimerit. Körper häufig in Protomerit und Deutomerit geteilt. *Porospora gigantea* E. Bene**d**. 1 *cm* und mehr groß. Im Darm des Hummers. *Gregarina (Clepsidrina) blattarum* Sieb. Häufig im Darm der Küchenschabe. *Gr. polymorpha* Hamm. Im Darm der Larve des Mehlkäfers (Fig. 263 *b*). *Hoplorhynchus (Stylorhynchus) oligacanthus* Sieb. Im Darm der Larve von Calopteryx (Fig. 263 *a*). *Stylorhynchus longicollis* F. St. Im Darm von Blaps.

2. Unterordnung. *Schizogregarinaria.* Mit Schizogonie. *Ophryocystis mesnili* Léger. Im Darm von Tenebrio molitor. Hier schließt sich wahrscheinlich die Gattung *Aggregata* Frnz. an. Mit Schizogonie und Wirtswechsel. Schizogonie in Dekapoden, Sporogonie in Cephalopoden.

II. Unterklasse. **Neosporidia.**

Vielkernige Sporozoen, welche während der ganzen vegetativen Periode sporulieren. Jede Spore mit nur einem Keimling.

1. Ordnung. **Cnidosporidia.**

Amoeboid bewegliche oder Cysten bildende Neosporidien, deren Sporen in zweifacher oder mehrfacher Zahl in Pansporoblasten entstehen und mit Polkapseln (Nesselkapseln) versehen sind.

1. Unterordnung. *Myxosporidia.* Im Pansporoblasten entstehen 2 Sporen mit 2—5 Polkapseln. *Myxobolus pfeifferi* Thélohan. Ursache der Barbenseuche. *M. cyprini* Doflein et Hofer, in der Niere des Karpfen. Kommt auch bei der sog. Pockenkrankheit der Karpfen vor. *Myxosoma dujardini* Thélohan, an den Kiemen von Cyprinoiden. *Myxidium lieberkühni* Bütsch. In der Harnblase des Hechtes (Fig. 268 *a*). *Sphaeromyxa sabrazesi* Laveran u. Mesnil. In der Gallenblase des Seepferdchens.

2. Unterordnung. *Microsporidia.* Im Pansporoblasten entstehen vier oder mehr Sporen mit einer Polkapsel. Sind Zellparasiten. *Glugea anomala* Monz. In Süßwasser-Stichlingen. *Nosema bombycis* Naegeli. In allen Organen der Seidenraupe. Ursache der Pébrine (Seidenraupenkrankheit); infolge derselben sterben die Raupen vor oder in der Verpuppung. *N. apis* Zander. Ursache der Ruhr der Bienen.



Fig. 268.
a Myxidium lieberkühni (nach Bütschli). $^{60}/_{1}$ *b* Spore von *Myxobolus* (Original); oben die zwei Polkapseln, im unteren Teile der Amoeboidkeim.

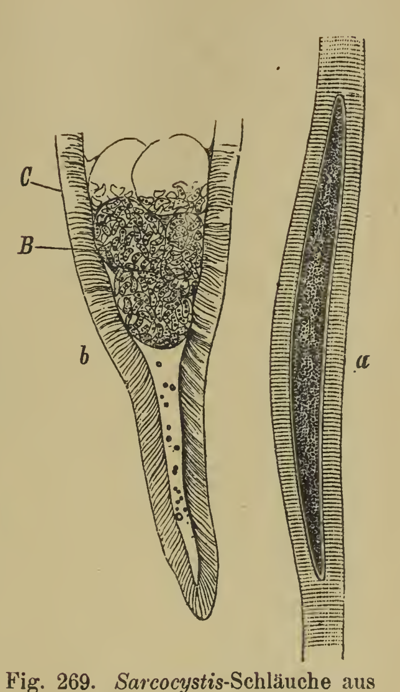


Fig. 269. *Sarcocystis*-Schläuche aus dem Fleisch des Schweines.
a Ein Schlauch im Innern einer Muskelfaser. — *b* Das Hinterende desselben, stark vergrößert. *C* Cuticulare Schichte, *B* Sporenballen.

2. Ordnung. **Sarcosporidia.**

Schlauchförmige Neosporidien mit zahlreichen Sporen in einem Pansporoblasten, wahrscheinlich ohne Polkapseln.

Sarcocystis miescheriana Kühn. Spindelförmige Schläuche von bis 4 *mm* Länge bildend (Mieschersche Schläuche). In den Muskeln des Schweines (Fig. 269). *S. tenella* Raill. Im Schaf.

Als 3. Ordnung *Haplosporidia* wird gewöhnlich den Neosporidien eine Anzahl kleiner, vielfach an Mikrosporidien und Sarkosporidien erinnernder parasitischer Formen (*Haplosporidium, Coelosporidium* u. a.) zugezählt, die manche Beziehungen zu Rhizopoden zeigen.

II. Divisio. **Cytoidea.**

Protozoen mit zweierlei, physiologisch verschiedenwertigen Kernen.

Klasse **Ciliata (Infusoria), Wimperinfusorien.**

Hochdifferenzierte Protozoen mit Cilienbekleidung, meist mit Mund und After, in der Regel mit Makronucleus (vegetativer Kern) und Mikronucleus (Geschlechtskern).

Die Ciliaten wurden gegen Ende des 17. Jahrhunderts von A. v. Leeuwenhoek entdeckt. Der Name Infusionstierchen kam erst im

Laufe des 18. Jahrhunderts durch Ledermüller und Wrisberg in Gebrauch, ursprünglich zur Bezeichnung aller kleinen, nur mit Hilfe des Mikroskops erkennbaren Tierchen, die in Aufgüssen (Infusionen) auftreten.

Der Körper der Ciliaten[1]) ist meist asymmetrisch, die Körperform eine bestimmte. Als bewegliche Anhänge fungieren entweder zarte Wimpern *(Cilien)*, welche in Reihen angeordnet die Oberfläche bedecken, oder stärkere griffel- und hakenförmige, zum Kriechen und Anklammern dienende *Cirren*,

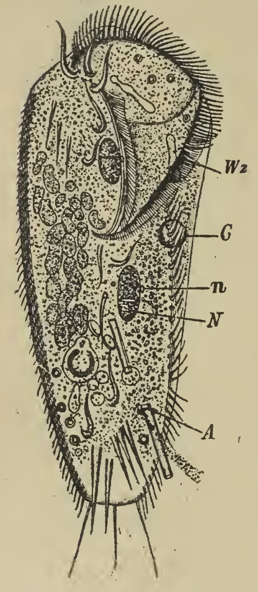


Fig. 270. *Stylonychia mytilus* (nach Stein) von der Bauchfläche gesehen. $^{250}/_1$
Wz Adorale Wimperzone, *C* contractile Vakuole, *N* Makronucleus, *n* Mikronucleus, *A* Cytopyge.

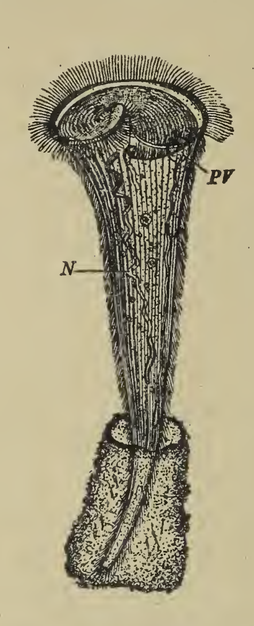


Fig. 271. *Stentor roeseli* (nach Stein). $^{70}/_1$
PV Pulsierende Vakuole, *N* Makronucleus.

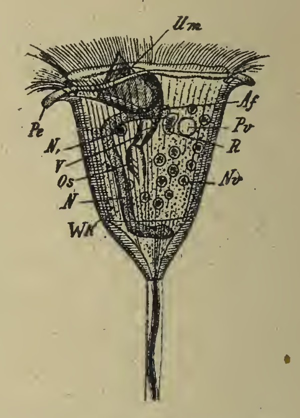


Fig. 272. *Vorticella nebulifera* mit dem oberen Teil des Stieles (nach Bütschli). $^{300}/_1$
V Vestibulum, *Um* undulierende Membran, *Os* Schlund, *Pv* contractile Vakuole, *R* ihr Reservoir, *Af* Afterstelle im Vestibulum, *N* Makronucleus, *N,* Mikronucleus, *Nv* Nahrungsvakuolen, *WK* die Linie, an der sich der hintere Wimperkranz bildet. Die von dem Stielmuskel kommenden Myoneme verlaufen bis gegen den Peristomrand *(Pe)*.

ferner zumeist dreieckige Wimperplättchen *(Membranellen)* (Fig. 270). Letztere setzen vornehmlich die zum Munde führende *adorale Wimperzone* zusammen, welche beim Schwimmen eine Strudelung erregt und die Nahrung zur Mundöffnung hinleitet. Endlich kommen im Schlunde auch *undulierende Membranen* vor. Von unbeweglichen Anhängen sind die meist sehr feinen *Tastborsten* zu erwähnen *(Stentor, Hypotricha)*.

[1]) Fr. Stein, Die Infusionsthiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig 1854. Der Organismus der Infusionsthiere. I. u. II. Leipzig 1859 u. 1867. G. Balbiani, Recherches sur les phénomènes sexuels des Infusoires. Journ. de la Phys. IV. 1861. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt 1876. A. Gruber, Der Conjugationsprocess bei Paramaecium. Bericht. naturf. Gesell. Freiburg 1886. E. Maupas, Contributions à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Arch. zool. expérim. 1883. Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés Ibid 1888. Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Ibid. 1889.

Die Bewimperung des Körpers ist im einfachsten Falle eine gleichmäßige und allgemeine, ohne daß eine adorale Wimperzone entwickelt ist *(Holotricha)* (Fig. 280), oder es tritt bei allgemeiner Bewimperung bereits eine besondere adorale Wimperzone auf *(Heterotricha)* (Fig. 271). Die *Oligotricha* sind durch die bedeutende Reduktion der allgemeinen Bewimperung ausgezeichnet (Fig. 282). Bei der *Hypotricha* ist die Bewimperung auf die Bauchseite beschränkt und in bestimmt gruppierte Cilien und Cirren differenziert (Fig. 270). Der Körper der *Peritricha* entbehrt außer der adoralen Wimperzone, welche am Rande einer deckelartig erhobenen einstülpbaren Scheibe *(Peristomscheibe)* liegt, in der Regel der Bewimperung (Fig. 272); nur bei freilebenden Formen sowie bei den festsitzenden zur Zeit ihres Umherschwärmens ist ein die hintere Körperregion umziehender Wimperkranz vorhanden.



Fig. 273. *Opalina ranarum* (nach W. Engelmann). $^{70}/_1$

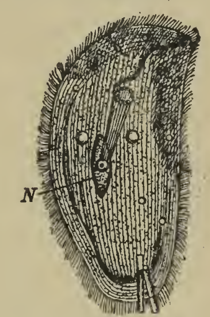


Fig. 274. *Chilodon cucullulus* (nach Stein) mit fischreusenähnlichem Cytopharynx. $^{190}/_1$ *N* Makronucleus mit dem Mikronucleus. Aus der Cytopyge treten Nahrungsreste aus.

Vollständig wimperlos im ausgebildeten Zustande und nur in der Jugend bewimpert sind die *Suctoria*, bei denen als eigentümliche Anhänge Röhrchen und Tentakel auftreten, mittels deren sie fremde Organismen (meist Ciliaten) festhalten und aussaugen (Fig. 276).

Mit Ausnahme der *Suctoria* und ausgenommen die entoparasitischen *Opalinen* (Fig. 273), die endosmotisch durch die ganze Körperbedeckung Nahrung aufnehmen, erfolgt die Nahrungsaufnahme durch eine Mundöffnung *(Cytostom)*, welche am vorderen Ende oder an der Ventralseite des Körpers gelegen ist und in der Regel im Grunde einer muldenförmigen Einsenkung, des *Peristoms*, liegt. Eine zweite Öffnung, die während des Austrittes der Nahrungsreste an einer bestimmten Körperstelle als Schlitz erkennbar wird, fungiert als After *(Cytopyge)* (Fig. 270).

R. Hertwig, Ueber die Conjugation der Infusorien. Abh. Akad. München 1889. W. Schewiakoff, Beiträge zur Kenntniss der holotrichen Ciliaten. Biblioth. zool. Heft 5, 1889. L. H. Plate, Protozoenstudien. Zool. Jahrb. III. 1888. St. Prowazek, Protozoenstudien. Arbeit. zool. Inst. Wien. XI. 1899. H. Wallengren, Zur Kenntniss des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Theilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb. XV. 1901. H. Prandtl, Die Konjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protist. VII. 1906. M. Popoff, Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXIX. 1908. M. Metcalf, Opalina. Arch. f. Protist. XIII. 1909. C. Cépède, Recherches sur les Infusoires astomes. Arch. zool. expér. 1910. B. Collin, Étude monographique sur les Acinétiens. Ebendas. 1911—1912. F. Schuster, Entwicklung der Opalinen. (tschech.) Prag 1912. Ferner vgl. Kent, Wrzésniowski, Eberlein, Schuberg, Enriques, Joseph, Schröder, Sand, Maier, Neresheimer, Entz, Woodruff u. a.

Das Körperplasma zerfällt bei den meisten *Ciliaten* in ein zähflüssiges Ectoplasma und ein flüssigeres Entoplasma, in das von der Mundöffnung aus häufig eine zarte, seltener durch feste Stäbchen *(Chilodon, Nassula)* gestützte Speiseröhre *(Cytopharynx)* hineinragt (Fig. 274). Durch sie gelangen die Nahrungsstoffe, in Speiseballen zusammengedrängt und in Nahrungsvakuolen eingeschlossen, in das Entoplasma, um unter dem Einflusse der Kontraktilität des Leibes in langsamen Rotationen (sog. *Cyclose*) umherbewegt, verdaut und endlich in ihren festen unbrauchbaren Überresten durch die Afteröffnung ausgeworfen zu werden.

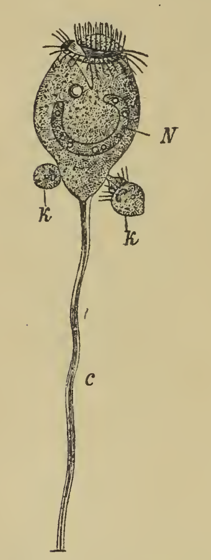


Fig. 275. *Vorticella microstoma* (nach Stein) im Zustande der Kopulation. $^{200}/_{1}$ *K* die angehefteten Mikrogameten, *N* Makronucleus, *c* Stiel.

Das zähflüssigere Ectoplasma repräsentiert vorzugsweise die bewegende und empfindende Substanz des Leibes, in der auch kontraktile Fibrillen *(Myoneme)* auftreten (Fig. 272).

Das Ectoplasma bildet in vielen Fällen ein zartes Häutchen (sog. *Pellicula*) aus, das zuweilen kieselig sein kann. Je nach der Festigkeit dieser Pellicula unterscheidet man metabolische, formbeständige und gepanzerte Formen *(Coleps)*. Einige festsitzende Ciliaten *(Stentor, Cothurnia)* sondern ein Gehäuse ab, in das sich die Tiere zurückziehen können.

Zuweilen *(Bursaria, Paramaecium)* ist das Ectoplasma der Sitz kleiner stäbchenförmiger Körper, der *Trichocysten*, die bei Reizung zu einem Faden ausschnellen und lähmend auf andere Infusorien wirken (Fig. 280); selten *(Epistylis umbellaria)* finden sich echte Nesselkapseln. Als eine weitere Differenzierung des Ectoplasmas erweisen sich die *kontraktilen Vakuolen*, welche in einfacher oder mehrfacher Zahl an ganz bestimmten Stellen des Körpers auftreten. Häufig stehen die pulsierenden Vakuolen mit einer oder mehreren gefäßartigen Lakunen in Verbindung, welche während der Kontraktion der Vakuolen anschwellen (Fig. 280). Die kontraktilen Vakuolen münden durch eine feine Öffnung an der Oberfläche aus und sind Exkretionsorgane.

Die Ciliaten besitzen zweierlei physiologisch verschiedenwertige Kerne, den *Makronucleus* (vegetativen Kern) und den *Mikronucleus* oder Geschlechtskern, der in seltenen Fällen *(Opalina, Ichthyophthirius)* nur zur Zeit der Konjugation in Erscheinung tritt.

Makronucleus und Mikronucleus liegen im Entoplasma des Ciliatenleibes. Der erstere (Nucleus der Autoren) ist ein in einfacher oder mehrfacher Zahl auftretender Körper von bestimmter Form und Lage, bald rund oder oval, langgestreckt, hufeisenförmig oder bandförmig ausgezogen und in eine Reihe von Abschnitten eingeschnürt. Der früher als Nucleolus bezeichnete Mikronucleus oder Geschlechtskern wechselt ebenfalls nach

Form, Lage und Zahl bei den einzelnen Arten mannigfach. Stets ist er viel kleiner als der Makronucleus und stark lichtbrechend, in der Regel diesem dicht angelagert oder in eine Kavität desselben eingesenkt. Zahlreiche untereinander gleiche Kerne haben viele *Opalinidae.*

Die Fortpflanzung der *Ciliaten* erfolgt durch *Teilung* oder *Knospung.* Die Teilung ist stets Querteilung; die Teilungsebene liegt quer, schräg oder scheinbar parallel *(Vorticelliden)* zur Längsachse des Tieres. Bleiben die neu erzeugten Formen untereinander und mit dem Muttertiere in Verbindung, so entstehen Kolonien, z. B. *Carchesium* (Fig. 284). Die Teilung vollzieht sich unter ganz bestimmten Veränderungen und Neubildungen (Fig. 215). Die alte Mundöffnung mit Wimperzone verbleibt dem einen Teilstück, während in dem anderen ein neuer Mund gebildet wird. Bei den hypotrichen Ciliaten wird das ganze Wimperkleid beider Teilsprößlinge, die Pellicula und meist auch teilweise das Peristom des mütterlichen Tieres erneuert, während die alten Organe resorbiert werden, so daß eine weitgehende Renovation stattfindet. Überall teilt sich zuerst der Mikronucleus, später der Makronucleus unter Streckung und biskuitförmiger Einschnürung.

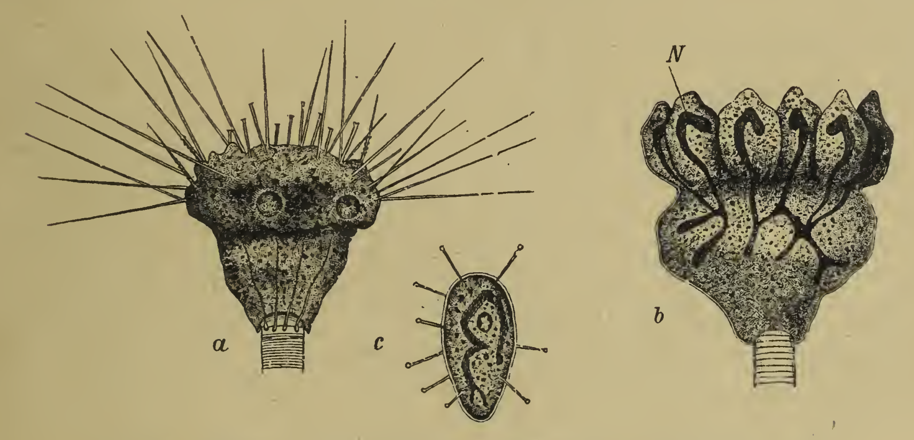


Fig. 276. *Ephelota (Podophrya) gemmipara* (nach R. Hertwig). $^{150}/_{1}$

a Mit ausgestreckten Saugröhrchen und Fangfäden, mit zwei contractilen Vakuolen. — *b* Dieselbe mit reifen Knospen, in welche Fortsätze des verästelten Makronucleus *N* eintreten. — *c* Abgelöster Schwärmer.

Oft erfolgt die Teilung im Zustande der Encystierung *(Colpoda, Ichthyophthirius),* welche auch sonst bei Verdunstung des umgebenden Wassers, bezw. bei Nahrungsmangel eintritt. Das Tier bildet die Cilien zurück, kontrahiert seinen Körper zu einer kugeligen Masse und scheidet eine helle erhärtende Cyste aus, in welcher es geschützt auch außerhalb des Wassers überdauert. Im Wasser zerfällt dann der Inhalt in eine Anzahl von Teilstücken, die beim Platzen der Cyste ins Freie gelangen und zu ebensoviel Sprößlingen werden.

Die *Knospung* ist ein besonders an festsitzenden Ciliaten, vor allem den *Suctoria* zu beobachtender Vorgang der Fortpflanzung. Bei *Ephelota* werden gleichzeitig zahlreiche Knospen gebildet, die sich als Schwärmsprößlinge ablösen (Fig. 276 *b*).

Allgemein verbreitet sind Konjugationsvorgänge, mit denen Veränderungen des Makro- und Mikronucleus verbunden sind, die früher zu der irrtümlichen Deutung beider Gebilde als Ovarium und Hoden Veranlassung gaben. Es sind zwei Formen von Vereinigung zu sondern, von denen man die eine, welche auf vollständiger Fusion zweier Individuen beruht, als *Kopulation*, die zweite, bei der sich die Individuen nur vorübergehend vereinigen, als *Konjugation* bezeichnet. Die erstere wird vornehmlich bei Peritrichen beobachtet, findet sich jedoch neben der Konjugation auch bei Hypotrichen (*Stylonychia*); sie ist bei den *Ciliaten* sekundär aus der Konjugation hervorgegangen. Die Konjugation erfolgt in verschiedener Weise und führt zu einer mehr oder minder vollständigen Verschmelzung. Die *Paramaecien, Stentoren* legen bei der Konjugation ihre Bauchflächen aneinander, andere Infusorien mit flachem Körper, wie die *Oxytrichinen, Chilodonten* gehen eine laterale Konjugation ein (Fig. 277), während *Enchelys, Halteria, Coleps* an ihrem vorderen Körperende, also terminal, zusammentreten. Die Kopulation bei den *Vorticellinen* erfolgt lateral zwischen ungleich großen Individuen, von denen die kleineren (Mikrogameten) durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen hervorgehen (Fig. 275).

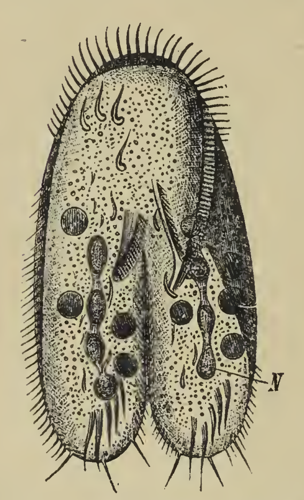


Fig. 277. *Stylonychia mytilus* in Konjugation (nach Balbiani).

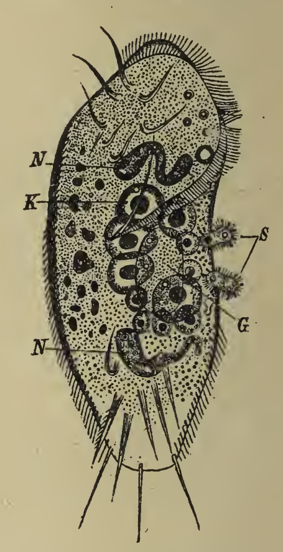


Fig. 278. *Stylonychia mytilus* mit durch die Öffnung *G* ausschwärmenden *Sphaerophryen (S)*.

K Unentwickelte Keime der letzteren, *N* Makronucleus der *Stylonychia* (nach Stein).

Bei *Paramaecium* verlaufen die Vorgänge während der Konjugation nach R. Hertwig in folgender Weise: Zwei Individuen legen sich zunächst an ihrem vorderen Ende, dann mit der ganzen Ventralseite aneinander (Fig. 279 *a*). Nahe den zugewendeten Mundöffnungen entsteht später nach Rückbildung dieser eine Verwachsungsbrücke. Schon bei Beginn der Konjugation erfahren die spindelförmig gewordenen Mikronuclei eine zweimalige Teilung (Fig. 279 *b*), während der Makronucleus in Fortsätze auswächst und später in Stücke zerfällt. Von den vier Teilspindeln des Mikronu-

cleus gehen drei (die Nebenspindeln) zugrunde, die vierte, die Hauptspindel, stellt sich senkrecht zur Körperoberfläche und teilt sich in zwei Kerne, einen mehr oberflächlich und einen tiefer gelegenen Kern (Fig. 279 *c*). Der

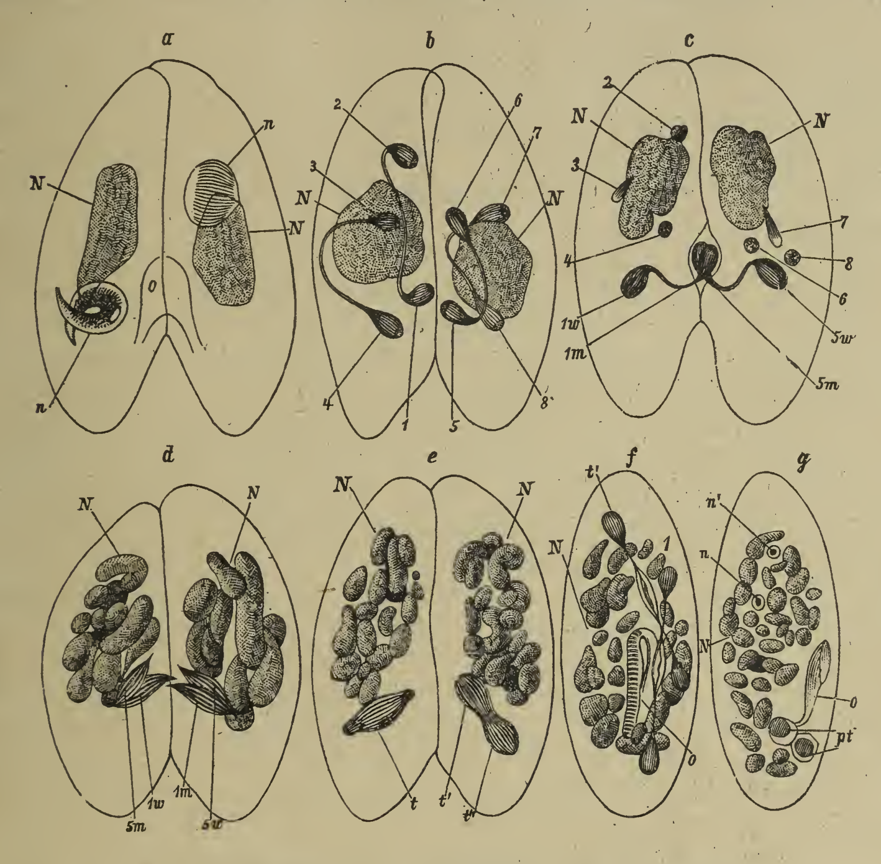


Fig. 279. Konjugation von *Paramaecium* (nach R. Hertwig).

N Makronucleus, *n* Mikronucleus, *o* Mund. — Die Figuren *a*, *b*, *c* beziehen sich auf *P. caudatum*. Fig. *a*. Der Mikronucleus bildet sich zur Kernspindel um, links Sichel-, rechts Spindelstadium. Fig. *b*. Zweite Teilung des spindelförmigen Mikronucleus in die Hauptspindel (*1* und *5*) und die Nebenspindeln (*2*, *3*, *4*, *6*, *7* und *8*). Fig. *c*. Die Nebenspindeln in Rückbildung; die Hauptspindeln teilen sich in den spindelförmigen Wanderkern (*1m*, *5m*) und in den stationären Kern (*1w*, *5w*). Die Fig. *d*, *e*, *f*, *g* beziehen sich auf *P. aurelia*, das zwei Mikronuclei besitzt. Fig. *d*. Austausch der Wanderkerne, die mit dem einen Ende noch in ihrem Muttertiere haften, mit dem anderen Ende mit dem stationären Kern des anderen Tieres zu verschmelzen beginnen (*1w*, *5m* — *1m*, *5m*). Der Makronucleus zerfällt in Stücke. Fig. *e*. Die aus der konjugierten Kernspindel (Synkaryon) sich bildenden Teilspindeln (*t'* und *t''*), linksseitig (*t*) noch nicht geteilt. Fig. *f*, *g*. Die konjugierten Individuen haben sich getrennt. Die sekundären Teilspindeln teilen sich in die Anlagen der neuen Mikronuclei (*n*, *n'*) und des Makronucleus (*pt*). Der alte Makronucleus (*N*) ist in Stücke zerfallen.

erstere wandert (daher Wanderkern) durch die Querbrücke zu dem tiefer gelegenen stationären Kern des zweiten in der Konjugation befindlichen Tieres, dessen Wanderkern ebenfalls durch die Querbrücke zu dem stationären Kern des anderen Individuums gelangt. Nun verschmelzen die ausgetauschten Wanderkerne mit den zurückgebliebenen stationären Kernen

zu je einem Synkaryon. Darauf trennen sich die konjugierten Tiere und regenerieren ihr Cytostom. Nach eingetretener Spindelbildung teilt sich das Synkaryon und liefert aus seinen Teilstücken den neuen Makronucleus und den neuen Mikronucleus. Die Teilstücke des alten Makronucleus verfallen der Rückbildung. Bei *Stylonychia* tritt eine gleiche Neubildung des Wimperkleides ein wie bei der Teilung. Die Konjugationsvorgänge der Infusorien bieten eine Parallele zu den Befruchtungsvorgängen bei Metazoen; die Nebenspindeln sind den Richtungskörpern, der bewegliche Wanderkern dem Spermakern, der stationäre Kern dem Eikern zu vergleichen.

Die inneren Vorgänge bei der Kopulation der *Peritrichen* verlaufen in gleicher Weise wie bei der Konjugation, mit dem Unterschiede, daß das Paar der die Kopulation eingehenden Kernteile des kleinen Konjuganten zugrundegeht. Es entsteht somit nur ein Synkaryon für die mit einander dauernd verschmelzenden Individuen.

Auf die Konjugation und deren Aufhebung folgt eine Periode fortgesetzter Teilungen und es besteht eine Gesetzmäßigkeit in dem Wechsel von Konjugation und Teilungen, die ohne dazwischen eintretende Konjugation zur Degeneration des Organismus führen (Maupas). Indessen ist es neuerdings gelungen, über 4000 aufeinanderfolgende Generationen von *Paramaecium* ohne Konjugation zu züchten; doch tritt periodisch eine Erneuerung des Kernapparates, ähnlich wie bei der Konjugation ein (Woodruff u. Erdmann).

Die Lebensweise der Ciliaten, welche sowohl im süßen Wasser wie im Meere verbreitet sind, ist überaus mannigfaltig. Die meisten ernähren sich selbständig, indem sie kleinere und größere Nahrungskörper, selbst Rotiferen, aufnehmen. Einige, wie *Trachelius, Amphileptus,* wählen sich festsitzende Ciliaten zur Beute und würgen dieselben bis zur Ursprungsstelle des Stieles ins Innere ein. Andere (wie *Balantidium, Opalina, Ophryoscolex)* schmarotzen im Darm und in der Harnblase von Vertebraten. Die *Sphaerophryen* (Fig. 278) parasitieren in anderen Ciliaten *(Paramaecium, Stylonychia)* und wurden früher (Stein) für Embryonen der Stylonychien gehalten.

I. Unterklasse. **Euciliata.**

Ciliaten mit Wimperbekleidung und mit Mund.

1. Ordnung. **Holotricha.**

Wimpern kurz und gleichmäßig in Längsreihen über den ganzen Körper verbreitet, zuweilen nur in Kränzen angeordnet oder vornehmlich auf die Bauchseite beschränkt. Häufig in der Umgebung des Mundes längere Wimpern, aber keine adorale Wimperzone.

Fam. *Enchelydidae.* Körper meist länglich, Mund terminal. Nahrung wird durch Einziehen aufgenommen. *Enchelys farcimen* Ehrbg. *Ichthyophthirius multifiliis* Fouqu. Parasit in der Haut von Süßwasserfischen. *Prorodon teres* Ehrbg., *Coleps hirtus* Müll. Tönnchenförmig, mit Panzer. *Didinium nasutum* Müll.

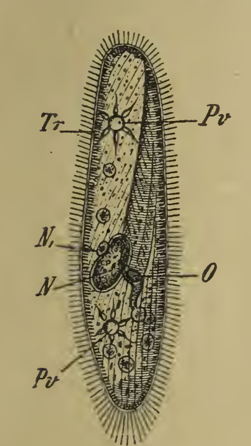


Fig. 280. *Paramaecium caudatum*, Ventralansicht (nach Schewiakoff). 230/1

O Cytostom, *Pv* pulsierende Vakuolen, *N* Makronucleus, *N,* Mikronucleus, *Tr* Trichocysten.

Fam. *Tracheliidae.* Körper metabolisch, meist in einen vorderen halsartigen Fortsatz verlängert. Mund ein langer ventraler Spalt oder kurz spaltenartig. *Trachelius ovum* Ehrbg., mit seitlichem Haftnapf. *Amphileptus claparedei* F. St., *Dileptus anser* Müll.



Fig. 281. *Balantidium coli* mit zwei pulsierenden Vakuolen (nach Stein). 340/1

Unterhalb des Makronucleus ein gefressenes Stärkekorn. Ein Kotballen tritt am Hinterende aus der Cytopyge aus.

Fam. *Chlamydodontidae.* Körper oval bis nierenförmig. Mund ziemlich weit hinter dem Vorderende. *Nassula elegans* Ehrbg., *Chilodon cucullulus* Müll. (Fig. 274); *Chlamydodon* Ehrbg. marin.

Fam. *Paramaeciidae.* Körper nicht sehr langgestreckt; Mund ventral, an demselben oder im Schlund ein bis zwei undulierende Membranen. Bewimperung dicht. *Paramaecium caudatum* Ehrbg. (Fig. 280), *P. aurelia* Müll., *P. bursaria* Ehrbg., *Glaucoma scintillans* Ehrbg., *Colpoda cucullus* Müll.

Fam. *Opalinidae.* Entoparasiten, ohne Mund und After. *Opalina ranarum* Purk. et Val. (Fig. 273). Mit zahlreichen gleichen Kernen, ohne pulsierende Vakuole. Im Enddarm der Frösche und Kröten. *Anoplophrya nodulata* Müll. (*prolifera* Kent). Im Darm von Oligochaeten. Mit serialer Teilung (Fig. 218).

2. Ordnung. **Heterotricha.**

Körper gleichmäßig mit feinen Wimpern bekleidet, die in Längsreihen angeordnet sind. Mit linksgewundener adoraler Wimperzone.

Fam. *Bursariidae.* Körper formbeständig, meist stark abgeplattet. Peristom ein dreieckiges ausgehöhltes oder eingesenktes Feld. *Bursaria truncatella* Müll. Gestalt beutelförmig; mit mächtigem Peristom. *Balantidium coli* Malmst. Parasit im Colon des Schweines, selten des Menschen (Fig. 281).

Fam. *Stentoridae.* Festsitzend oder freischwimmend, Körper trichterförmig, vorn stark verbreitert. *Stentor polymorphus* Ehrbg., *St. roeseli* Ehrbg. (Fig. 271). Verwandt ist *Spirostomum ambiguum* Ehrbg., von langgestreckter wurmförmiger Gestalt. Peristom rinnenförmig. Im Süßwasser.

3. Ordnung. **Oligotricha.**

Körper unbewimpert oder nur mit Reihen oder Gruppen von Wimpern besetzt. Mit linksgewundener, fast kreisförmiger adoraler Wimperzone um das am Vorderende des Körpers gelegene Peristomfeld.

Fam. *Halteriidae.* Körper kugelig bis kegelförmig, Peristomfeld unbewimpert und vorgewölbt. *Halteria grandinella* Müll. Mit langen steifen Borsten am Rumpfe.

Hier schließt sich die marine gehäusetragende Gattung *Tintinnus* Schrank an.

Fam. *Ophryoscolecidae.* Körper starr, mit dicker verkieselter Pellicula, häufig am Hinterende mit stachelartigen Fortsätzen. *Ophryoscolex purkinjei* F. St. (Fig. 282). Mit querem Membranellenbogen in der Körpermitte. *Entodinium caudatum* F. St. Ohne queren Membranellenbogen. Im Pansen der Wiederkäuer. *Cycloposthium bipalmatum* Fiorentini. Im Blinddarm des Pferdes.



Fig. 282. *Ophryoscolex purkinjei* (nach Bütschli). $^{330}/_1$

4. Ordnung. **Hypotricha.**

Körper dorsoventral abgeflacht. Die konvexe Rückenfläche nackt oder mit feinen Tastborsten besetzt. Wimpern auf die Bauchseite beschränkt, meist als Griffel und Borsten ausgebildet und in Gruppen angeordnet. Mit linksgewundener adoraler Wimperzone. Mund auf der Bauchseite.



Fig. 283. *Aspidisca lyncaster* (nach Stein). $^{300}/_1$

Fam. *Oxytrichidae.* Körper gepanzert oder nur formbeständig, meist langgestreckt. Bauchfläche mit Cirren und jederseits mit einer Reihe von Randwimpern. *Urostyla grandis* Ehrbg., *Oxytricha fallax* F. St., *Stylonychia mytilus* Müll. Formbeständig. Mit acht Stirn-, fünf Bauch- und fünf Aftercirren (Fig. 270).

Fam. *Aspidiscidae.* Körper formbeständig, schildförmig, mit weit nach hinten reichendem adoralen Wimperbogen, mit sieben griffelförmigen Stirn- und meist fünf Afterwimpern. *Aspidisca lynceus* Ehrbg., Süßwasser. *A. lyncaster* Müll. (Fig. 283), Ostsee. Verwandt: *Euplotes charon* Ehrbg.

5. Ordnung. **Peritricha.**

Der drehrunde oder glockenförmige Körper in der Regel unbewimpert, selten ist ein hinterer Wimperkranz vorhanden. Adorale Wimperzone rechtsgewunden. Meist festsitzend.

Fam. *Spirochonidae.* Der Körper birnförmig, mittels eines saugnapfähnlichen Organes festsitzend. Peristomrand zu einem ansehnlichen Trichter entwickelt, an dessen Innenseite mit einer Zone feiner Wimpern bekleidet. *Spirochona gemmipara* F. St. Auf den Kiemenblättern des Flohkrebses (Gammarus pulex).

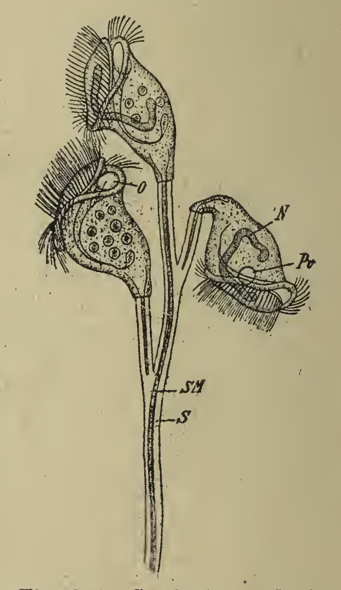


Fig. 284. *Carchesium polypinum*, Kolonie von drei Individuen (nach Stein). $^{330}/_1$
O Mund, N Makronucleus, Pv pulsierende Vakuole, S Stiel, SM Stielmuskel.

Fam. *Vorticellidae.* Körper glockenförmig, meist mittels Stieles festsitzend; häufig koloniebildend. *Trichodina pediculus* Ehrbg. Körper kurz zylindrisch, mit hinterem Wimperkranz. Die Basalfläche zu einem saugnapfähnlichen Haftapparat umgebildet. Parasit auf dem Süßwasserpolypen (Hydra), auf der Haut von Fischen, in der Harnblase der Wassersalamander. *Vorticella nebulifera* Ehrbg. (Fig. 272), *V. mi-*

crostoma Ehrbg. (Fig. 275). Beide solitär, mit von einem Muskel durchzogenem Stiel festsitzend. *Carchesium polypinum* L. (Fig. 284). Verzweigte Kolonien bildend. Jedes Individuum mit gesondertem Stielmuskel. *Zoothamnium arbuscula* Ehrbg. Koloniebildend, der Stielmuskel durchsetzt kontinuierlich den ganzen Stock. *Epistylis plicatilis* Ehrbg. Kolonien bildend. Stiel ohne Muskel. *E. umbellaria* L. Adorale Wimperzone in mehreren Windungen. Im Leib Nesselkapseln. Süßwasser. *Ophrydium versatile* Müll. Kugelige gallertige Kolonien bildend. *Cothurnia crystallina* Ehrbg. Mit chitinigem Gehäuse.

II. Unterklasse. Suctoria.

Ciliaten mit unbewimpertem (nur in der Jugend bewimpertem) Körper, ohne Mund, mit tentakelartigen Fortsätzen und Saugröhrchen zum Ergreifen und Aussaugen der Nahrung.

Fam. *Acinetidae.* Körper kugelig bis kegelförmig, selten frei, meist mittels Stieles festsitzend. *Sphaerophrya pusilla* Clap. et Lachm. Ungestielt, sphäroidisch gestaltet. Freilebend und parasitisch in Ciliaten (Fig. 278). *Podophrya fixa* Müll. Kurzgestielt; allseitig mit geknöpften Tentakeln. *Ephelota gemmipara* R. Hertw. Marin (Fig. 276). *Tokophrya quadripartita* Clap. et Lachm. Körper mit vier knopfartigen, je ein Tentakelbüschel tragenden Fortsätzen. Gestielt. *Metacineta mystacina* Ehrbg. Mit Gehäuse und gestielt. *Acineta tuberosa* Ehrbg. Mit Gehäuse und dünnem Stiel. Nordsee.

Fam. *Dendrocometidae.* Körper halbkugelig, mittels chitiniger Platte festsitzend, in drei bis fünf gabelig geteilte Arme ausgezogen, welche meist drei kurze Tentakel tragen. *Dendrocometes paradoxus* F. St. Auf den Kiemenblättern von Gammarus pulex.

II. Subregnum.

Metazoa.

Vielzellige Tiere, deren Zellen zu Geweben vereinigt sind (daher Gewebstiere). Ihr Körper läßt sich auf die Grundform der Gastrula zurückführen und baut sich im einfachsten Falle aus zwei Epithelschichten (Ectoderm und Entoderm) auf. Doch treten meist weitere Komplikationen und Umgestaltungen durch das Auftreten einer dritten Gewebsschichte (Mesoderm) sowie durch Veränderungen, betreffend die Primärachse und den Urmund, auf. Die geschlechtliche Fortpflanzung beruht auf der Abstoßung von Keimzellen, die kopulieren.

I. Divisio. **Coelenterata.**

Festsitzende oder freischwimmende Metazoen, bei welchen die Primärachse der Gastrula unverändert bleibt. Der Körper aus zwei Epithelschichten (Ectoderm und Entoderm) aufgebaut, zu denen eine vom Ectoderm oder Entoderm abstammende mesenchymatische Mittelschichte meist hinzutritt. Die Darmhöhle bildet das einzige Hohlraumsystem des Körpers.

Bei allen Coelenteraten bleibt die Primärachse der Gastrula als Hauptachse des Körpers unverändert, doch treten innerhalb der Gruppe Veränderungen betreffend den Urmund ein.

Es lassen sich unter den Coelenteraten vier Typen unterscheiden, gemäß denen die Abteilung in vier Stämme zerfällt: 1. *Planuloidea,* 2. *Spongiaria,* 3. *Cnidaria,* 4. *Ctenophora.*

Die *Spongiarien* (Fig. 30) sind mit dem Prostomapol festsitzende schlauchförmige Formen; ihr Urmund hat sich geschlossen und wird durch zahlreiche sekundäre Mundöffnungen, die Poren, ersetzt. Außerdem ist am apicalen Pole des Körpers eine Auswurfsöffnung (Osculum, After) vorhanden.

Als Grundform der *Cnidarien* (Fig. 31) erscheint der Polyp. Der Polyp hat schlauchförmige Gestalt und sitzt gleichfalls fest, doch erfolgt die Festheftung mit dem apicalen Pole. Der Urmund wird zum bleibenden Munde; er ist bei manchen Cnidarien (Anthozoen) durch die Ausbildung eines ectodermalen Schlundrohres in die Tiefe versenkt und zur Schlundpforte geworden. Ein Kranz von Tentakeln im Umkreise des Mundes ist für die Polypenform eigentümlich. Im Kreise der Cnidarien tritt noch die freischwimmende Meduse auf; sie ist als abgelöste eigentümlich veränderte Polypenform anzusehen.

Die *Ctenophoren* (Fig. 32) sind freischwimmende Coelenteraten von ovoider Körpergestalt, welche sich mittels Wimperplatten bewegen. Der Urmund ist auch bei ihnen erhalten und durch die Ausbildung eines Schlundrohres als Schlundpforte in die Tiefe gerückt.

Die *Planuloideen* sind infolge von entoparasitischer Lebensweise mund- und darmlos gewordene bewimperte Coelenteraten von planulaähnlicher Gestalt.

Der Körper der Coelenteraten baut sich aus zwei Epithelschichten (Ectoderm und Entoderm) auf, die sich sehr mannigfaltig differenzieren. Vom Ecto- und Entoderm geht auch die Bildung der bei Spongiarien, Scyphozoen, Anthozoen und Ctenophoren auftretenden mesenchymatischen Mittelschichte aus.

Für die Coelenteraten ist die allseitige Ausbreitung des entodermalen Darmkanales (Urdarmes) charakteristisch, dessen häufig gefäßartige periphere Abschnitte zugleich die Verteilung der Nahrung im Körper, ähnlich dem Gefäßsystem der höheren Tiere, besorgen. Aus diesem physiologischen Gesichtspunkte wird auch das Darmsystem der Coelenteraten zutreffend als Gastrovascularsystem (L e u c k a r t) bezeichnet. Die Höhle des Darmsystems ist das einzige Hohlraumsystem des Körpers.

Bei der niederen Lebensstufe der Coelenteraten und der relativ wenig hohen Differenzierung ihrer Gewebe sehen wir neben der geschlechtlichen Fortpflanzung die ungeschlechtliche Vermehrung durch Teilung und Knospung sehr verbreitet. Die Embryonalentwicklung beruht in der Regel auf Metamorphose.

I. Phylum. Planuloidea.

Mund- und darmlose, entoparasitische planulaähnliche Coelenteraten von geringer Größe, mit entodermalen Keimzellen.

Die *Orthonectiden* und *Dicyemiden*, welche in dieser Gruppe zusammengefaßt erscheinen, wurden von Ed. van Beneden, dem Julin folgt, in eine zwischen Protozoen und Metazoen eingefügte Gruppe zweiblättriger Organismen, der *Mesozoa*, gestellt, während Leuckart und Claus sie von in der Entwicklung gehemmten, geschlechtsreif gewordenen Trematodenlarven ableiten. Lang ordnet sie zuerst als besondere Coelenteratengruppe *Gastraeadae* ein. Es dürfte sich um infolge von Entoparasitismus mund- und darmlos gewordene Coelenteraten handeln, die vom Planulazustand ableitbar sind. Die ovoide Grundform des bewimperten Körpers sowie der Aufbau sprechen für diese Annahme. Die Ernährung erfolgt endosmotisch.

Klasse Planuladae.

1. Ordnung. Orthonectida.[1])

Planuloideen von ovoider Körpergestalt, mit größtenteils bewimpertem Ectoderm, zuweilen einer Mittellage von fibrillärem Gewebe oder Muskelfasern und einer zentralen Masse entodermaler Geschlechtszellen.

Der ovoide Körper der *Orthonectiden* (Fig. 285 *a, b*) besteht aus einer äußeren Lage großer Zellen, die in Ringen angeordnet sind und meist Wimpern tragen. Darunter folgt zuweilen im Vorderkörper fibrilläres Gewebe, beim Männchen von *Rhopalura ophiocomae* eine Schichte längsverlaufender Muskelfasern, zu innerst eine zentrale Zellenmasse, die Fortpflanzungszellen. Es besteht meist Trennung der Geschlechter, seltener Hermaphroditismus. Die Männchen sind kleiner und schlanker als die Weibchen und besitzen im Innern ein ovales Säckchen mit Spermatozoen.

Im Entwicklungszyklus (Heterogonie) der Orthonectiden kann man zwei Generationen unterscheiden, eine aus Männchen und Weibchen bestehende oder hermaphroditische, freilebende, bewimperte Geschlechtsgeneration und eine sich durch unbefruchtete Keimzellen (agametisch) fortpflanzende parasitäre Generation. Letztere geht aus den befruchteten Eiern der Geschlechtsgeneration hervor und dringt in einen Wirt ein; hier wachsen diese Individuen zu sog. Plasmodiumschläuchen aus, in denen

---

[1]) A. Giard, Les Orthonectida. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. XV, 1879. E. Metschnikoff, Untersuchungen über Orthonectiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. 1881. Ch. Julin, Contribution à l'histoire des Mésozoaires etc. Arch. de Biolog. III. 1882. M. Caullery et F. Mesnil, Recherches sur les Orthonectides. Arch. Anat. microsc. Paris IV. 1901. M. Caullery et A. Lavallée, Fécondation et développement de l'oeuf des Orthonectides. Arch. Zool. exp. 1908. Recherches sur le cycle évolutif des Orthonectides. Bull. scient. France, Belgique XLVI. 1912.

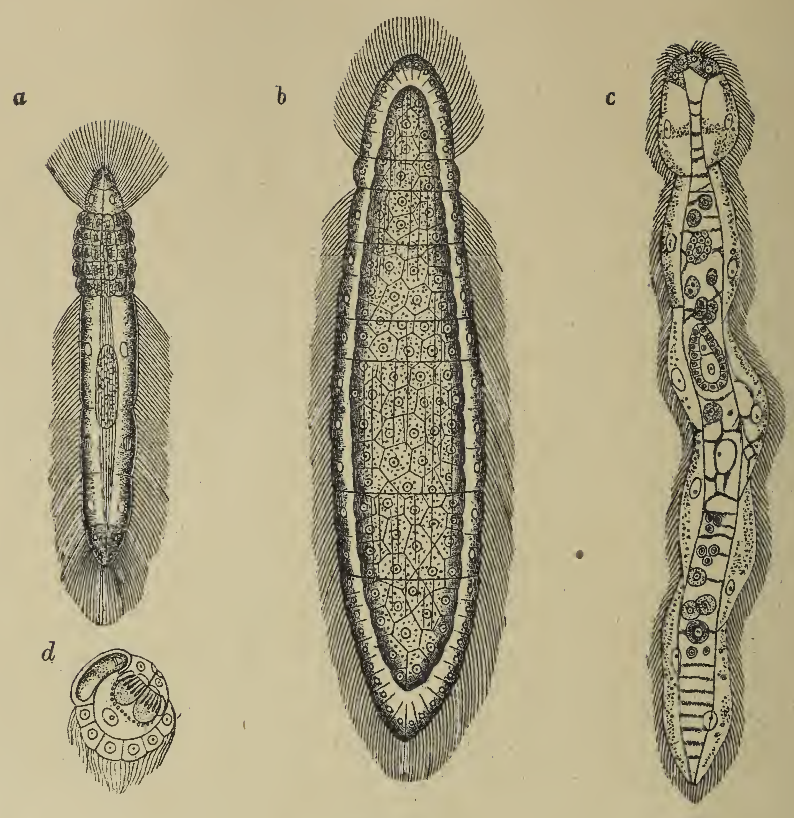


Fig. 285.

Rhopalura ophiocomae. *a* Männchen $^{510}/_{1}$, *b* Weibchen $^{358}/_{1}$ (nach Julin); *c* *Dicyema macrocephalum*, junges Weibchen $^{400}/_{1}$; *d* Männchen von *Dicyemennea eledones* (*Dicyemella wageneri*) $^{440}/_{1}$ (nach Ed. van Beneden).

wieder die Geschlechtstiere, sei es in getrennten Individuen oder in demselben Individuum, entstehen.

Die Orthonectiden leben parasitisch in der Leibeshöhle oder den Genitaldrüsen von Ophiuren, Anneliden, Nemertinen und Turbellarien.

Fam. *Rhopaluridae*. *Rhopalura ophiocomae* Giard (*giardi* Metschn.), aus Amphiura squamata (Fig. 285 *a, b*). *R. intoshi* Metschn. aus Lineus lacteus. *Stoecharthrum giardi* Caull. et Mesn. aus Scoloplos mülleri (Annelide), hermaphroditisch.

2. Ordnung. **Rhombozoa (Dicyemida).**[1]

Planuloideen, deren agametische Weibchen von langgestrecktem Körper sind und meist ein bewimpertes Ectoderm sowie eine axiale Entodermzelle aufweisen, in der die Fortpflanzungszellen liegen. Männchen kreiselförmig. Geschlechtsweibchen reduziert, spindelig.

---

[1]) Außer Krohn, Kölliker vgl. Ed. van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bull. Acad. Belgique. 1876. Contribution à l'histoire des Dicyémides. Arch. de Biol. III. 1882. C. O. Whitman, A Contribution to the Embryology, Life-

Der wurmförmig gestreckte Körper der weiblichen agametischen (parthenogenetischen) *Dicyemiden* (Fig. 285 *c*) besteht aus einer äußeren flimmernden Zellenschichte, die eine große axiale Zelle einschließt. Die vorderen Ectodermzellen bilden eine Kopfkappe. In der axialen Zelle liegen die Fortpflanzungszellen und die sich entwickelnden Embryonen. Die Weibchen (Geschlechtsweibchen), welche der Befruchtung bedürftige Eier produzieren, sind klein und verharren im Morulazustand; sie verbleiben dauernd in der Axialzelle des Elterntieres und zerfallen bis auf ihre Axialzelle zu Eizellen. Die Männchen (Fig. 285 *d*) sind bilateralsymmetrisch, von kurzer kreiselförmiger Gestalt; von ihren ectodermalen Zellen sind die hinteren bewimpert; unter den vorderen wimperlosen enthalten zwei einen stark lichtbrechenden Körper, vier bilden eine Art Deckel über der inneren Zellgruppe. Letztere besteht aus zwei größeren Zellen, welche eine Schale zusammensetzen und die Fortpflanzungszellen umschließen.

Nach Wheelers und Hartmanns Beobachtungen gestaltet sich der Entwicklungszyklus (Heterogonie) der *Dicyemiden* folgendermaßen: In jungen Tintenfischen finden sich nur junge agametische Individuen, aus deren Keimzellen wieder agametische Generationen hervorgehen. Erst bei älteren Wirtstieren treten in den agametischen Weibchen, die dann zugleich eine gedrungene Gestalt annehmen, die Geschlechtstiere auf. Die Männchen sollen in der Regel aus Eiern der Geschlechtsweibchen hervorgehen, die (in erster Zeit durch von anderen Tintenfischen eingewanderte Männchen) befruchtet worden sind, entstehen aber auch ausnahmsweise aus der Befruchtung nicht bedürftigen Keimzellen (Agameten) agametischer Weibchen. Aus der letzten Generation befruchteter Eier der Geschlechtsweibchen gehen schließlich wieder agametische Weibchen hervor, durch die wahrscheinlich die Neuinfektion erfolgt.

Alle *Dicyemiden* sind Parasiten in der Niere von Cephalopoden, in der die Weibchen angeheftet leben, während die Männchen frei im Nierenlumen schwimmend getroffen werden.

Fam. *Dicyemidae.* Im erwachsenen Zustande bewimpert, mit Kopfkappe. *Dicyema typus* E. Bened. in Polypus (Octopus) vulgaris. *D. macrocephalum* E. Bened. in Sepiola rondeleti (Fig. 285 *c*). *D. moschatum* Whitm. in Moschites (Eledone) moschata. *D. truncatum* Whitm. in Sepia officinalis. *Dicyemennea gracile* Wgenr. in Sepia officinalis. *D. eledones* Wgenr. *(Dicyemella wageneri* E. Bened.) aus Moschites (Eledone) moschata.

Fam. *Heterocyemidae.* Im erwachsenen Zustande unbewimpert, ohne Kopfkappe. *Microcyema vespa* E. Bened. in Sepia officinalis, *Conocyema polymorphum* E. Bened. in Polypus (Octopus) vulgaris.

Es mögen an dieser Stelle zwei Organismen anhangsweise angeführt werden, deren systematische Einordnung mangels Kenntnis ihrer geschlechtlichen Fortpflan-

history and Classification of the Dicyemids. Mitth. zool. Station Neapel. IV. 1883. N. A. Keppen, Beobachtungen über Vermehrung der Dicyemiden (russisch). Odessa 1892. W. M. Wheeler, The Life-history of Dicyema. Zool. Anz. XXII. 1899. M. Hartmann, Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. Mém. Acad. roy. de Belgique. 1906.

zung und Entwicklung unsicher ist. Es sind dies *Trichoplax adhaerens* F. E. Sch. und *Treptoplax reptans* Montic.[1]) Ersterer stammt aus der Bucht von Triest, letzterer aus jener von Neapel. Der Körper besitzt die Gestalt einer rundlichen Platte. Die Bewegung ist eine gleitende, dabei treten amoebenartige Formveränderungen auf. Der Körper baut sich aus einer äußeren epithelialen Zellage sowie einem mesenchymatischen Innengewebe auf. Erstere wird an der beim Kriechen gegen die Unterlage gekehrten Seite von hohen Geißelzellen, an der nach oben gewendeten Fläche von flachen Zellen gebildet, welche bei *Trichoplax* mit geißelartigen Wimpern besetzt, bei *Treptoplax* unbewimpert sind. Es wurde Vermehrung durch Teilung beobachtet. Über geschlechtliche Fortpflanzung und Entwicklung ist nichts bekannt.

II. Phylum. Spongiaria (Porifera),[2]) Schwammtiere.

Mit dem Urmundpole festsitzende Coelenteraten, entweder solitär, von meist monaxonem, sackförmigem Körper, oder massige oder baumförmige Stöcke bildend. Zahlreiche Poren der Leibeswand dienen zur Einfuhr der Nahrung, am Apikalpole eine Auswurfsöffnung (Osculum). Eine vom Ectoderm gebildete Mesenchymschichte ist der Sitz von Skeletbildungen und der Genitalprodukte.

Die einfachste Schwammform ist die monaxone *Ascon*form. Der Körper (Fig. 30) ist ein dünnwandiger Schlauch, welcher an dem oberen, der Festheftungsstelle gegenüberliegenden Pole eine weite Öffnung, die Auswurfsöffnung (Osculum, After) besitzt. Zahlreiche feine Poren führen durch

---

[1]) F. E. Schulze, Ueber Trichoplax adhaerens. Abhandl. Akad. Berlin 1891. F. S. Monticelli, Adelotacta zoologica. Mitteil. zool. Station Neapel, XII, 1896.

[2]) Außer G. D. Nardo, Grant vgl. Bowerbank, On the Anatomy and Physiology of the Spongiadae. Philos. Transact. London 1858 u. 1862. N. Lieberkühn, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Spongillen. Müllers Arch., 1856. Zur Anatomie der Spongien, ebendas. 1857—1867. O. Schmidt, Die Spongien des adriatischen Meeres. Leipzig 1862, nebst Suppl. E. Haeckel, Die Kalkschwämme. 2 Bde. Berlin 1872. Fr. E. Schulze, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1875—1881. Report on the Hexactinellidae. Challenger Rep. XXI. 1887. N. Poléjaeff, Report on the Calcarea. Challenger Rep. VIII. 1883. J. W. Sollas, Tetractinellida. Challenger Rep. XXV. 1887. Ridley a. Dendy, Monaxonida. Challenger Rep. XX. 1887. R. v. Lendenfeld, A Monograph of the Horny Sponges. Royal Soc. London 1889. Die Clavulina der Adria. Nova Acta. LXIX. 1896. Tetraxonia. Das Tierreich. XIX. 1903. G. C. J. Vosmaer, Porifera. Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierr. 1887. C. Heider, Zur Metamorphose der Oscarella lobularis. Arbeit. zool. Inst. Wien. VI. 1885. A. Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von Spongilla fluviatilis. Hamburg u. Leipzig. 1886. Y. Delage, Embryogénie des Éponges. Arch. Zool. expér., sér. 2, X. 1892. O. Maas, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb. VII. 1894. I. Ijima, Studies on the Hexactinellida. Journ. Coll. Sc. Tokyo. XV. 1901. R. Evans, A description of Ephydatia blembingia, with an account of the Formation and Structure of the Gemmula. Quart. Journ. micr. sc. XLIV. 1901. A. Dendy and R. W. H. Row, The Classification and Phylogeny of the Calcareous Sponges. Proc. Zool. Soc. London. 1913. Vergl. ferner die Arbeiten von Zittel, Barrois, Marshall, Nöldeke, Metschnikoff, Topsent, Wierzejski, Minchin, Müller, Jaffé u. a.

kurze Kanälchen in die Darmhöhle und fungieren als Mundöffnungen. Die Wand des Spongienkörpers baut sich aus drei Schichten (Fig. 286) auf: einem äußeren ectodermalen Plattenepithel, einer mesenchymatischen Mittelschichte, die vom Ectoderm aus gebildet wird und ihre enge genetische Beziehung zum Ectodermepithel zeitlebens zeigt, indem eine schärfere Abgrenzung zwischen Ectoderm und Mesenchym fehlt, und aus dem das Darmlumen auskleidenden Entoderm, dessen hohe Zellen (Kragenzellen) durch den Besitz eines protoplasmatischen Kragens im Umkreis der Geißel ausgezeichnet sind. Die Mittelschichte des Spongienkörpers wird von einem gallertigen Bindegewebe gebildet und besteht aus einer hyalinen Grundsubstanz mit eingebetteten, verästelten oder spindelförmigen Zellen. Sie ist auch Sitz der Skeletbildungen und Genitalprodukte.

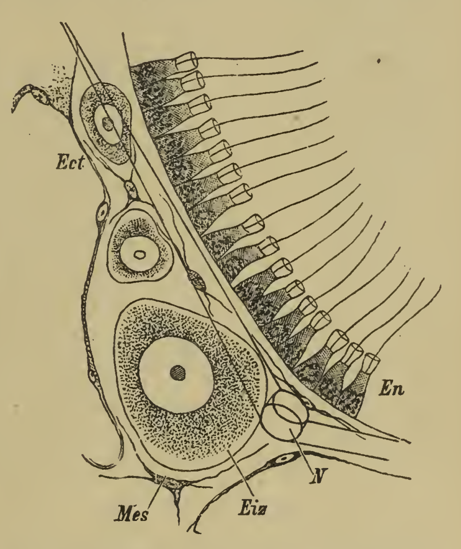


Fig. 286. Schnitt durch einen Kalkschwamm *(Sycon raphanus)* (nach F. E. Schulze). *Ect* Ektoderm, *En* Entoderm einer Geißelkammer, *Mes* Mesenchymschichte, *N* Kalknadel in derselben, *Eiz* Eizelle.

Von der *Ascon*form, nach der nur die *Asconen* unter den Kalkschwämmen gebaut sind, leitet sich die kompliziertere *Sycon-*, *Sylleibiden-* und *Leucon*form ab. Bei der Syconform (Fig. 287) erscheint der bei den Asconen einfache Darm in zahlreiche radiär gestellte Röhren (Radialtuben) ausgezogen, zwischen denen Einströmungskanäle sich finden. Es ist dabei eine Differenzierung eingetreten, indem das Kragenzellenepithel sich nur in den Radialtuben findet, die Auskleidung des zentralen Oscularraumes dagegen von einem Plattenepithel gebildet wird. Da die Radialtuben Faltungen der Körperwand sind, erscheinen auch die Poren in ihrem ganzen Umkreis. Nach diesem Typus sind nur gewisse Kalkschwämme, die *Syconen*, gebaut. Die Sylleibidenform (Fig. 289) ist durch Faltung der Syconwand ableitbar, indem an die Radialtuben erinnernde Geißelkammern durch abführende divertikelartige Nebenräume des Oscularraumes in diesen münden. Einen solcherweise gebauten Gastralraum weisen die *Sylleibiden* unter den Kalkschwämmen auf; auch der Bau der *Triaxonier* schließt sich hier an. Alle übrigen Spongien zeigen im Bau den Leucontypus (Fig. 288). Der Darm ist in diesem Falle zu Geißelkammern ausgebuchtet, die kugelig sind. Von ihnen führen Kanäle in den zentralen Oscularraum, während andererseits zahlreiche Porenkanäle von der Oberfläche in die Geißelkammern führen. Das Kragenzellenepithel ist auf die Geißelkammern beschränkt. Durch weitere Faltungen der Reihe der Geißelkammern und durch Ausbildung

größerer unter der Körperoberfläch gelegener Räume (Subdermalräume) kompliziert sich bei vielen Schwämmen der Bau der Körperwand.

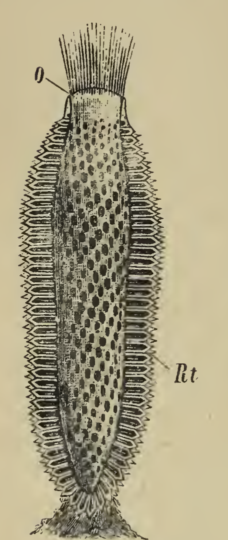


Fig. 287. Längsdurchschnitt von *Sycon raphanus.* ²/₁
O Osculum mit Nadelkragen, *Rt* die Radialtuben, welche sich in den zentralen Osculanraum öffnen.

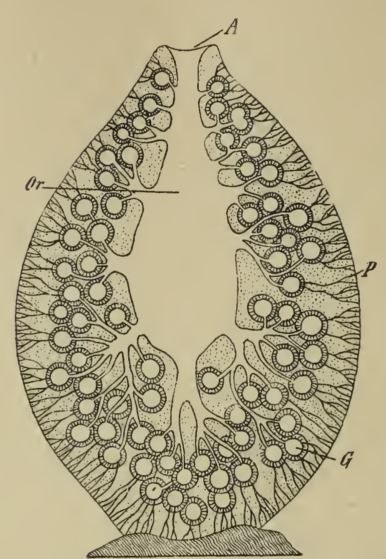


Fig. 288. Schematische Darstellung des Darmsystems eines Kalkschwammes vom *Leucon*typus (nach Haeckel).
P Einströmungsporen, *G* Geißelkammern, *Or* Osculanraum, *A* Osculum (Auswurfsöffnung).

Die harten Skeletteile, die nur bei wenigen Schwämmen *(Halisarca, Oscarella, Chondrosia)* vermißt werden, sind entweder Kalknadeln, Kieselnadeln oder Sponginfasern (sog. Hornskelete). Die Kalkskelete (Fig. 292 *c*) bestehen aus einstrahligen oder dreiund vierstrahligen Kalknadeln, die, wie auch die Kieselnadeln, im Innern von Zellen ihre Entstehung nehmen. Eine viel größere Formenmannigfaltigkeit zeigen die Kieselkörper (Fig. 290); sie treten in Form von Nadeln, Walzen, Ankern, Kreuzen, Kugeln auf und weisen im Innern einen Achsenfaden aus organischer Substanz auf. Es lassen sich unter den Kieselnadeln zwei gesonderte Typen, der triaxone und tetraxone, unterscheiden. Die Kieselnadeln können durch Kieselsubstanz oder Sponginsubstanz miteinander zu einem festeren Gerüste verbunden sein. Die Sponginfasern (Fig. 291) (Hornfasern) bilden Netze von sehr verschiedener Dicke und bestehen aus einer organischen Abscheidung (Spongin), welche von epithelartig aneinander gereihten Mesenchymzellen (Spongoblasten) geliefert wird. Bisweilen sind in die axiale weiche Marksubstanz der Sponginfasern Fremdkörper aufgenommen.

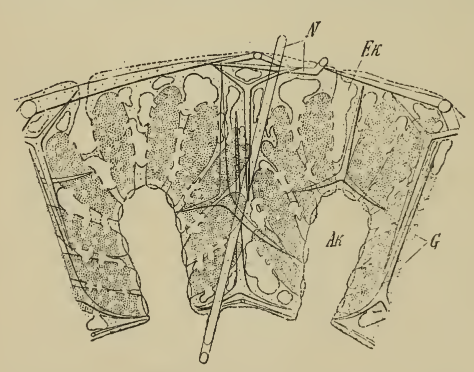


Fig. 289. Schnitt durch die Körperwand von *Vosmaeropsis (Leucilla) connexiva* (nach Poléjaeff).
G Geißelkammern, *Ek* einführendes Kanalsystem, *Ak* in den Osculanraum ausführender Kanal, *N* Nadeln.

Im Mesenchym mancher Spongien *(Chondrosia)* finden sich Fibrillen; auch sind in der Umgebung der Öffnungen spindelförmige kontraktile Faser-

zellen nachgewiesen, durch die ein Verschluß der Öffnungen bewirkt werden kann. Dagegen sind Nerven- und Sinneszellen nicht mit Sicherheit bekannt.

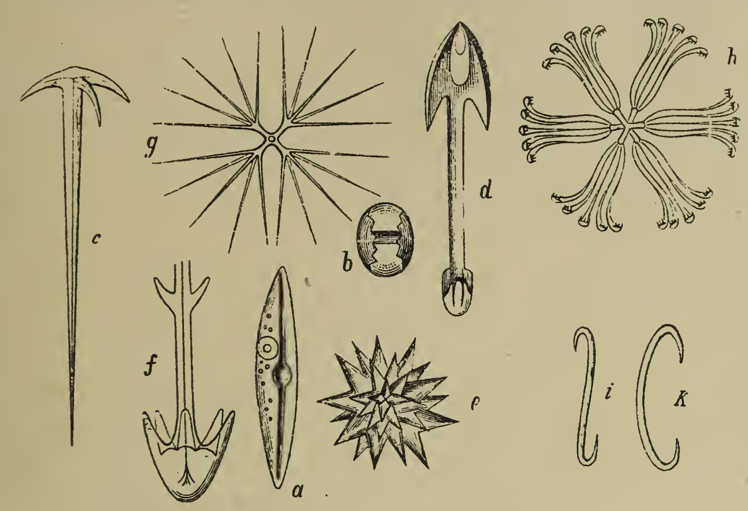


Fig. 290. Kieselnadeln.

a Kieselnadel, *b* Amphidiscus einer *Spongilla* innerhalb der Bildungszelle (nach Lieberkühn); *c* Anker von *Geodia mülleri*, *d* Kieselhaken (Chela) einer *Esperella*, *e* Stern von *Chondrilla* (nach O. Schmidt); *f* Ankerknopf von *Euplectella aspergillum*, *g*, *h* Strahlennadeln derselben (nach Claus); *i*, *k* Kieselhaken von *Esperella (Esperia) contarenii* (nach O. Schmidt).

Die Fortpflanzung der Spongien ist sowohl eine geschlechtliche als eine ungeschlechtliche. Erstere ist allgemein verbreitet. Die Geschlechtsprodukte, Ei und Samenzelle, gehören der mesenchymatischen Mittelschichte an und finden sich entweder in demselben Individuum oder auf verschiedene Individuen verteilt. Nur wenige Spongien bleiben solitär und besitzen dann einen sackförmigen Körper. Die meisten bilden auf dem Wege der Knospung und unvollkommenen Teilung Stöcke von baumförmiger oder mehr massiger Gestalt. Die Zahl der in einem Stocke enthaltenen Individuen ist aus der Anzahl der Oscula allerdings meist nur annähernd zu bestimmen, da nicht alle Individuen Oscula bilden. Seltener lösen sich die jungen Knospen ab und wachsen zu gesonderten Individuen heran *(Lophocalyx, Donatia)*. Einen eigenartigen Keimkörper stellen die *Gemmulae* der Süßwasserschwämme *(Spongilliden)* vor. Die Gemmulae erscheinen im Herbste als gelb gefärbte Kugeln; sie bestehen aus Gruppen embryonaler Mesenchymzellen, die von einer festen Hülle umschlossen sind (vgl. pag. 238 und Fig. 223). Nach Ablauf der kalten Jahreszeit kriecht der Inhalt durch den Porus der Schale

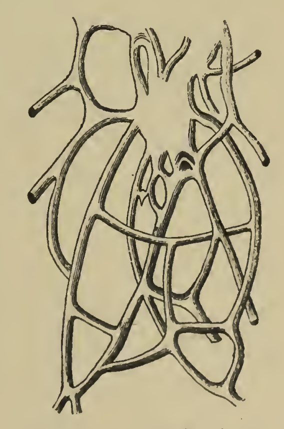


Fig. 291. Stück eines Sponginfasernetzes von *Euspongia officinalis* (nach O. Schmidt).

aus, umfließt letztere und differenziert sich in kurzer Zeit zu einem kleinen Schwamm. Ähnliche Fortpflanzungskörper kommen auch einigen marinen Spongien (*Suberites* u. a.) zu.

Die Eier durchlaufen die ersten Stadien der Embryonalentwicklung im Mesenchym des mütterlichen Körpers. Erst die mit Geißeln versehenen Larven werden in das Kanalsystem ausgestoßen und schwärmen von hier aus. Die Furchung ist äqual oder inäqual. Aus ihr geht ein Blastulastadium hervor, das bei *Oscarella* ein geräumiges Blastocoel besitzt; bei der

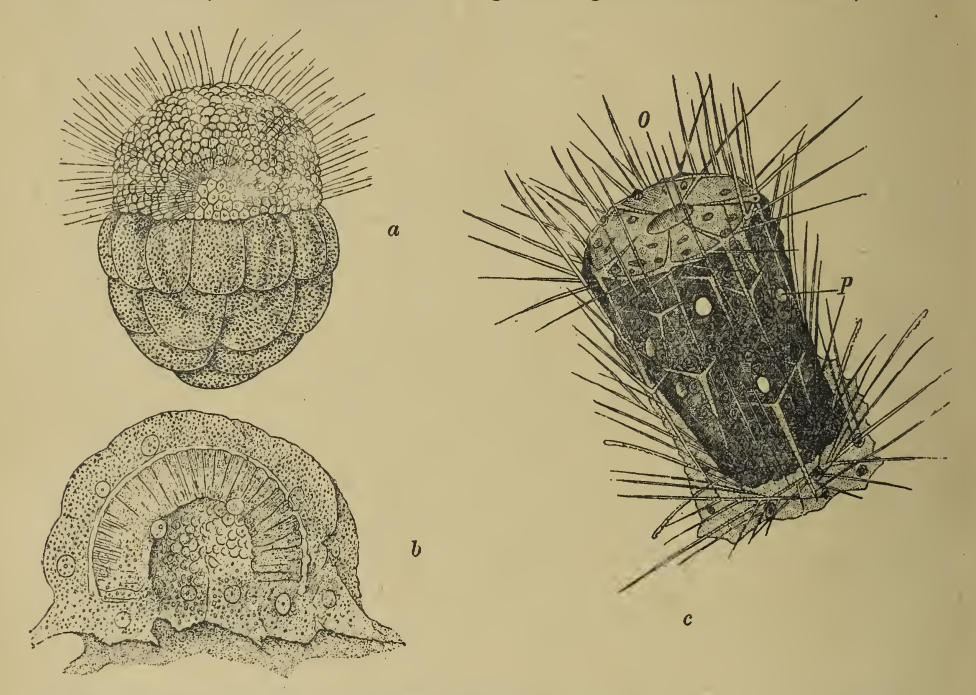


Fig. 292. Entwicklung von *Sycon (Sycandra) raphanus* (nach Fr. E. Schulze).
a Freischwimmende Blastula (Amphiblastula), *b* eben festgesetzte Larve, *c* junger Sycon nach Bildung der Poren *(P)* und des Osculums *(O)* im Asconstadium.

Blastula von *Sycon* (Fig. 292) hingegen ist letzteres klein; auch fällt hier die eine Hälfte der Larve mit ihren großen körnigen Zellen gegenüber der aus langgestreckten Geißelzellen bestehenden Hälfte auf (sog. Amphiblastula). Die Gastrulation erfolgt durch Invagination, im letzteren Falle der Geißelzellen, während der Festsetzung der Larve. Die Festheftung geschieht mit dem Urmunde (Fig. 292 *b*), der sich später vollständig schließt, während in der Seitenwand des sich streckenden Körpers die Poren und am apikalen Pole das Osculum gebildet werden. Die mesenchymatische Mittelschichte entsteht frühzeitig vom Ectoderm aus.

Die ausschwärmende Larve (sog. Parenchymula) der *Monactinelliden* zeigt das Blastocoel mit einem Gewebe erfüllt, welches dem Mesenchym ähnlich ist, auch bereits Skeletnadeln aufweisen kann und an dem beim

Schwimmen hinteren Pole der Larve in eine Epithelstelle von histologisch gleicher Beschaffenheit übergeht (Fig. 293). Diese Epithelstelle samt Mesenchym entspricht den großkörnigen Zellen der Syconlarve und liefert das Ectoderm und Mesenchym des Schwammes, während das den größten Teil der Oberfläche bekleidende Geißelepithel zum Entoderm wird. Endlich gibt es Parenchymulalarven, deren ganze Oberfläche von einem Geißelepithel gebildet wird (*Spongilla*, Hornschwämme).



Fig. 293. Längsschnitt durch die freischwimmende Parenchymula von *Myxilla rosacea* (nach Maas).

Unter allen Metazoen stehen die Spongien auf der niedrigsten Lebensstufe. Dies zeigt sich auch in dem Mangel von Muskeln (von den kontraktilen Faserzellen abgesehen) und Nerven. Es fehlen daher auch ausgiebigere Bewegungen des Körpers; nur geringe Gestaltveränderungen, wie auch das Schließen und Öffnen von Osculum und Poren finden statt, welche durch die Irritabilität der Zellen ausgelöst werden. Die Nahrungsaufnahme erfolgt durch die Geißeleinrichtungen des Darmes, welche einen durch die Poren eintretenden Wasserstrom erregen, mit dem kleine Nahrungskörper eingeführt werden.

Mit Ausnahme der Spongillen gehören die Schwämme dem Meere an, wo sie in weiter Verbreitung angetroffen werden. Die meisten Spongien leben in geringen Tiefen, in sehr bedeutenden Tiefen die Hexactinelliden. Fossil finden sich bloß Kiesel- und Kalkschwämme, erstere schon vom Cambrium an, in größter Menge in Trias, Jura und Kreide.

Mit Fr. E. Schulze lassen sich drei Spongienstämme unterscheiden:

Klasse: **Spongiae.**

1. Ordnung. **Calcispongiae, Kalkschwämme.**

Spongien, deren Skelet aus Kalknadeln besteht.

Die Kalkschwämme sind meist farblos, selten rötlich gefärbt, solitär oder stockbildend. Ihr Skelet besteht entweder ausschließlich aus einstrahligen, dreistrahligen oder vierstrahligen Kalknadeln oder tritt in verschiedenen Kombinationen derselben auf.

Fam. *Asconidae.* Gastralraum einfach sackförmig. Mesenchym zart. *Leucosolenia (Ascetta) primordialis* H. Weit verbreitet. *L. botryoides* Ell. Sol. Atl. Oz. *Ascyssa acufera* H. (Fig. 294). Stockbildend. Spitzbergen.

Fam. *Syconidae.* Gastralraum mit radial gestellten, fingerhutförmigen Ausstülpungen (Radialtuben). *Sycon (Sycandra) raphanus* O. Schm. (Fig. 287), *Grantia (Ute) capillosa* O. Schm. Mittelmeer.

Fam. *Sylleibidae.* Mit fingerhutförmigen, an Radialtuben erinnernden Geißelkammern, die in gefalteter Schichte angeordnet sind und mit dem Oscularraum durch

ausführende Gänge in Verbindung stehen (Fig. 289). *Vosmaeropsis (Leucilla) connexiva* Poléj. *Leucilla uter* Poléj. Philippinen.



Fig. 294. *Ascyssa acufera* (nach E. Haeckel). 4/1

Fam. *Leuconidae.* Kalkschwämme mit dicker Wandung. Gastralraum mit kugeligen Geißelkammern, von und zu denen verzweigte Kanäle führen (Fig. 288). *Leucandra aspera* O. Schm., Mittelmeer.

2. Ordnung. **Triaxonia.**

Spongien mit großen, sackförmigen Geißelkammern und dünner Mittelschichte. Skelet aus triaxonen (dreiachsigen) Kieselnadeln oder (bei Rückbildung der Kieselnadeln) aus Sponginnadeln und Sponginfasern bestehend, fehlt zuweilen vollständig.

1. Unterordnung. *Hexactinellida.* Glasschwämme. Triaxonier mit Kieselskelet.

1. Sektion. *Lyssacina.* Hexactinelliden mit isoliert bleibenden oder teilweise unregelmäßig durch Kieselsubstanz verbundenen Kieselnadeln. Häufig ein Wurzelschopf vorhanden.

Fam. *Euplectellidae.* Körper röhrenförmig, mit terminaler Siebplatte. An der Basis ein Schopf von Kieselhaaren zur Befestigung. *Euplectella aspergillum* Ow., Venuskorb, Philippinen. Im Innern des Schwammes leben häufig zwei Krebse: Aega spongiphila und ein kleiner Palaemon. Verwandt: *Lophocalyx (Polylophus) philippinensis* Gray. Bildet sich loslösende Knospen. Philippinen.

Fam. *Hyalonematidae.* Körper gedrungen, am unteren Pole mit langem, aus spiralig fest zusammengedrehten Kieselnadeln bestehendem Wurzelschopf. *Hyalonema sieboldi* Gray. Japan.

2. Sektion. *Dictyonina.* Hexactinelliden, deren sechsstrahlige Hauptnadeln durch Kieselsubstanz zu einem zusammenhängenden Gitterwerk verbunden sind. Wurzelschopf fehlt.

Fam. *Farreidae.* Der röhrenförmige Körper baumförmig verästelt. *Farrea occa* Bwbk. Japan.

Fam. *Maeandrospongidae.* Körper ein System anastomosierender Röhren bildend. *Dactylocalyx pumiceus* Stutchb. Barbados.

Hier sind wahrscheinlich anzureihen als

2. Unterordnung. *Hexaceratina.* Triaxonier mit Sponginskelet oder ohne Skelet.

Fam. *Halisarcidae.* Gallertschwämme. Weiche, fleischige Schwämme, ohne Skelet. *Halisarca dujardini* Johnst., Mittelmeer, Ost- und Nordsee. Ein Sponginskelet besitzen die *Aplysillidae.*

3. Ordnung. **Tetraxonia.**

Häufig lebhaft gefärbte Spongien mit kompliziertem Kanalsystem, kleinen runden Geißelkammern und hoch entwickelter Mittelschichte. Skelet aus tetraxonen (vierachsigen) oder monaxonen Kieselnadeln gebildet, welche durch Sponginsubstanz verbunden sein können, oder nur aus Sponginfasern bestehend; fehlt selten.

1. Unterordnung. *Tetractinellida.* Skelet aus tetraxonen Kieselnadeln bestehend; ausnahmsweise skeletlos. In der Regel eine härtere Rindenschichte vorhanden (Rindenschwämme).

Fam. *Stellettidae.* Rindenschichte ohne Kieselkugeln, mit langen, radial angeordneten Ankernadeln. *Stelletta grubei* O. Schm. Nordatl. Oz., Mittelmeer. *Ancorina cerebrum* O. Schm. Mittelmeer. *A. (Thenea) muricata* Bwbk. Nordatl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Geodiidae.* Körper kugelförmig. Mit Kieselkugeln in der Rindenschichte. *Geodia mülleri* Flem. (*gigas* O. Schm.). Kosmopolit.

Fam. *Plakinidae.* Skelet aus kurzen Ankernadeln bestehend. Dünne Krusten bildend. *Plakina monolopha* F. E. Sch. Mittelmeer. An diese schließt sich die skeletlose *Oscarella lobularis* O. Schm. Nordatl. Oz., Mittelmeer.

Hier schließen sich die *Lithistidae,* Steinschwämme, an, deren festes Skelet aus durch Zygose miteinander verflochtenen Kieselnadeln besteht. Großenteils fossil. *Coscinospongia (Corallistes) typus* O. Schm. Atlant. Oz.

2. Unterordnung. *Monactinellida (Halichondriae, Cornacuspongiae).* Skelet aus monaxonen (einachsigen) Kieselkörpern gebildet, welche entweder frei liegen oder durch mehr oder weniger Spongin verbunden, bezw. von Sponginfasern eingeschlossen werden.

Fam. *Tethyidae.* Körper kugelig, mit dicker Rinde, an der Oberfläche mit kugelförmigen Hervorragungen. *Donatia (Tethya) lyncurium* L. Mittelmeer, Atlant. u. Ind. Oz. Bildet abfallende Knospen.

Fam. *Chondrosiidae.* Lederschwämme. Körper lappig, von kautschukartiger Konsistenz, mit faseriger Rinde. *Chondrosia reniformis* Nardo. Ohne Kieselnadeln Mittelmeer. *Chondrilla* O. Schm., mit Kieselkugeln (Fig. 290 *e*) in der Rinde.

Fam. *Suberitidae.* Schwämme von massiger Form mit geknöpften Kieselnadeln, die in der Regel zu netzartigen Zügen angeordnet sind. *Suberites domuncula* Olivi, Mittelmeer. *Poterion neptuni* Schl., Neptunsbecher. Bis 1 *m* großer, becherförmiger gestielter Schwamm. Still. Oz. *Cliona* Grant (*Vioa* Nardo), der Bohrschwamm. Bohrt in Kalksteinen, Molluskenschalen, Korallen.

Fig. 295. *Axinella polypoides* (nach O. Schmidt). ²/₃

Fam. *Axinellidae.* Baumförmig, selten kolbenförmig. Die Nadeln des axialen Skeletes durch ein Sponginnetzwerk verbunden, nach außen Nadelbündel garbenförmig gegen die Oberfläche ausstrahlend. *Axinella polypoides* O. Schm. (Fig. 295). *Raspailia viminalis* O. Schm. Mittelmeer.

Fam. *Desmacidontidae.* Ästige oder massige Schwämme, Spongin oft stark entwickelt. Eigentümlich sind doppelhakenförmige Kieselnadeln (sog. Chelae (Fig. 290 *d*). *Esperella (Esperia) contarenii* G. Marts., *Myxilla rosacea* Liebk. (*fasciculata* O. Schm.). *Clathria coralloides* O. Schm. Mittelmeer. *Desmacidon* Bwbk.

Fam. *Halichondriidae.* Meist zarte, sehr verschiedengestaltige Spongien, deren Skeletnadeln in netzförmigen Zügen angeordnet sind oder wirr durcheinander liegen. *Halichondria panicea* Johnst. Atlant. Oz. *Reniera cratera* O. Schm., *R. semitubulosa* O. Schm. Mittelmeer.

Fam. *Spongillidae.* Süßwasserschwämme, verästelt oder massig, vom Bau der Halichondriden. Fortpflanzung auch durch sog. Gemmulae. Kosmopoliten. *Spongilla lacustris* L., *Ephydatia fluviatilis* L., Europa.

3. Unterordnung. *Ceraospongiae.* Hornschwämme. Das Skelet besteht aus einem Sponginfasergerüst, in welchem auch Fremdkörper (Sandkörnchen) eingeschlossen sein können.



Fig. 296. *Euspongia officinalis* mit einer Anzahl Oscula *(O)* (nach Fr. E. Schulze). 1/1

Fam. *Euspongiidae.* Mit elastischem, gleichmäßig starkem Sponginggerüst, dessen Fasern einen nur dünnen Achsenstrang (Mark) enthalten. *Euspongia officinalis* L. Badeschwamm (Fig. 296), östliches Mittelmeer und Ostküste der Adria. Unter seinen Varietäten ist die *var. mollissima,* der sog. feine Levantinerschwamm, die am meisten geschätzte. *E. zimocca* O. Schm. Zimokkaschwamm. Skelet härter. *Hippospongia equina* O. Schm. Pferdeschwamm, mit reich entwickeltem Kanalsystem, auch als Badeschwamm benutzt. Mittelmeer. *Cacospongia cavernosa* O. Schm. Adria. Verwandt: *Hircinia variabilis* O. Schm., ausgezeichnet durch den Besitz an den Enden geknöpfter sog. Filamente. Adria.

Fam. *Spongeliidae.* Das Skelet enthält Sand eingelagert. *Spongelia elegans* Nardo, *Sp. pallescens* O. Schm. Adria.

Fam. *Aplysinidae.* Sponginfasern mit reichlicher Achsensubstanz. *Aplysina aërophoba* Nardo, Mittelmeer.

III. Phylum. Cnidaria, Nesseltiere.

Mit dem Apikalpol festsitzende oder sekundär freischwimmende, radiär gebaute Coelenteraten mit persistierendem Urmund; mit hochdifferenziertem Ecto- und Entoderm, welche Sitz der Nesselkapseln sowie der Genitalprodukte sind, zuweilen mit vom Ectoderm oder Entoderm aus gebildeter Mesenchymschichte.

Die Grundform der Cnidarien ist der Polyp (Fig. 297 *a*). Er ist charakterisiert durch einen schlauchförmigen Körper, welcher am aboralen Pole befestigt ist und am entgegengesetzten Pole die auf den Urmund zurückzuführende Mundöffnung trägt; letztere findet sich in der Mitte einer scheibenförmigen Verbreiterung des Körpers (Mundscheibe), die von einem Tentakelkranz umgeben wird. Sein Bau ist vier- oder sechsstrahlig. Der Körper besteht aus zwei Epithelschichten, Ectoderm und Entoderm, zwischen welchen noch eine verschieden hoch differenzierte Mittelschichte gelegen ist.

In der Gruppe der Cnidarien lassen sich drei Polypenformen unterscheiden: erstens der *Hydroidpolyp,* bei welchem der Urmund die definitive Mundöffnung bildet und der Darm ein einfacher Sack bleibt; zweitens

der *Scyphopolyp*, bei dem gleichfalls der Urmund zur definitiven Mundöffnung wird, der Darm aber vier Gastralwülste (Taeniolen) aufweist, die einen von der Mundscheibe aus entstandenen ectodermalen Muskelstrang enthalten; ihnen gegenüber ist der *Anthozoenpolyp* dadurch charakterisiert, daß der Urmund zufolge Ausbildung eines ectodermalen Schlundrohres als Schlundpforte in die Tiefe verlegt und der periphere Teil des Darmes durch vorspringende Längsfalten (Scheidewände) mit entodermaler Muskulatur in eine Anzahl Taschen untergeteilt erscheint. Nach diesen drei Polypentypen werden unter den Cnidariern die drei Klassen der *Hydrozoa, Scyphozoa* und *Anthozoa* unterschieden.

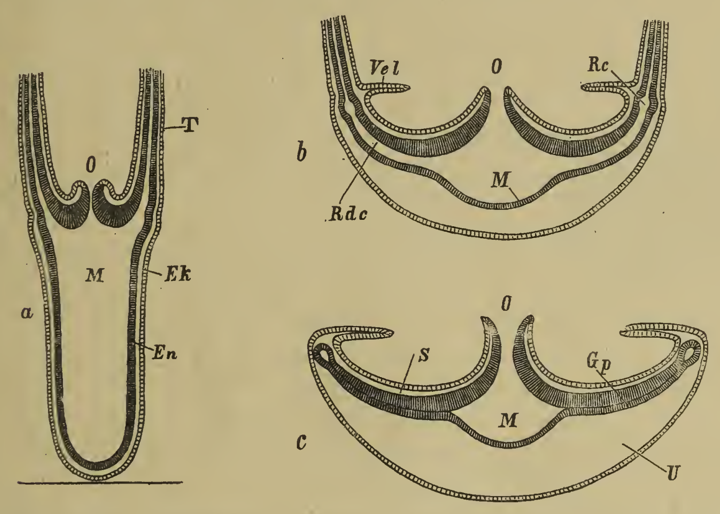


Fig. 297. Schematische Längsschnitte durch den Hydroidpolypen und die Hydroidmeduse. *a* Hydroidpolyp, *O* Mund, *T* Tentakel, *M* Magenraum, *Ek* Ectoderm, *En* Entoderm; *b* Hydroidmeduse im Durchschnitt zweier Radiärkanäle *(Rdc)*, *Rc* Ringkanal, *O* Mund, *M* Magenraum, *Vel* Velum; *c* interradialer Durchschnitt, *Gp* Kathammalplatte, *S* Subumbrella, *U* Umbrella (Exumbrella).

Von dem festsitzenden Polypen ist die in der Cnidariengruppe auftretende freischwimmende Meduse (Qualle) abgeleitet (Fig. 297). Am glockenförmigen Körper der Qualle unterscheidet man eine Exumbrella, welche dem Körper des Polypen entspricht, und eine Subumbrella, die auf die vergrößerte und vertiefte Mundscheibe des Polypen zurückzuführen ist und in der Mitte den Mundkegel trägt. An der Grenze von Ex- und Subumbrella, dem Rande der Glocke, liegen die den Polypenfangarmen homologen Randtentakel. Vom Polypen unterscheidet sich die Meduse durch die mächtige Entwicklung der exumbrellaren Mittelschichte sowie dadurch, daß der periphere Teil des Darmes (Kranzdarm) nicht durchgehends offen ist, sondern in großen Strecken ursprünglich durch Verlötung der einander gegenüberliegenden Wandteile bis auf taschenartige oder gefäßartige Räume verwächst. Die verwachsenen Darmstrecken bilden die sog. Gefäßlamelle oder Kathammalplatte der Meduse. Somit erscheint die Meduse als eine der freischwimmenden Lebensweise angepaßte Polypen-

form. Ihre eigentümliche Körpergestalt, die durch Verwachsungen im Darme hergestellte festere Verbindung zwischen Ex- und Subumbrella, endlich die höhere Ausbildung der an der Subumbrella entwickelten Muskulatur sowie des am Scheibenrande gelegenen Nervensystems und der Sinnesorgane sind aus der freischwimmenden Lebensweise zu verstehen. Das Velum der Hydroidmeduse sowie die Randlappen der Scyphomeduse sind den Polypen gegenüber Neubildungen gleichfalls im Zusammenhange mit der besonderen Lebensweise. Die Meduse bewegt sich durch Kontraktion der Glocke, durch welche das Wasser aus der Glockenhöhle ausgestoßen und der Körper mit dem apicalen Pole vorwärts bewegt wird.

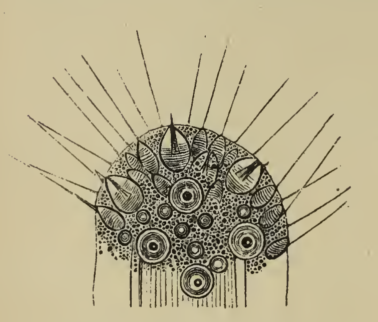


Fig. 298. Nesselwulst am Tentakelende eines *Scyphostoma* (nach Claus).

Den beiden Polypenformen des Hydroid- und Scyphopolypen entsprechend, lassen sich zweierlei Medusentypen *(Hydromeduse* und *Scyphomeduse)* unterscheiden, welche sich phylogenetisch getrennt aus den beiden Polypenformen herausgebildet haben.

Die gewebliche Differenzierung von Ecto- und Entoderm ist bei den Cnidarien, wie schon aus dem Auftreten von Muskeln, Nerven- und Sinneszellen hervorgeht, sehr hoch. Eine für die Cnidarien charakteristische Bildung sind die Nesselkapseln (Kniden) (Fig. 45). Es sind hellglänzende, mit einem Sekrete gefüllte Kapseln, welche im Innern einen spiral aufgerollten, fast immer mit Dornen besetzten Faden enthalten. Die Nesselkapseln (Fig. 298) entstehen im Plasma bestimmter subepithelialer Zellen, die sich dann bis an die Körperoberfläche emporheben und hier einen feinen Sinnesfortsatz (Cnidocil) entwickeln; sie können sowohl im Ectoderm als im Entoderm auftreten. Die Kapseln werden auf einen auf das Cnidocil ausgeübten Reiz gesprengt, wobei der Faden ausgestülpt und die Sekretflüssigkeit (Hypnotoxin) entleert wird, die lähmend auf die Beutetiere wirkt. Ihre Bezeichnung rührt von der Empfindung des Brennens her, das die gesprengten Kapseln auf der menschlichen Haut verursachen.

Die Genitalprodukte der Cnidarien liegen im Ectoderm *(Hydrozoa)* oder Entoderm *(Scyphozoa, Anthozoa).* Von diesen Epithelien aus entwickelt sich auch die bei *Scyphozoen* und *Anthozoen* vorhandene mesenchymatische Mittelschichte, die bei den *Hydrozoen* durch eine zellenlose gallertige Stützlamelle repräsentiert wird.

Die Cnidarien lassen drei Klassen unterscheiden: 1. *Hydrozoa,* 2. *Scyphozoa,* 3. *Anthozoa.*

I. Klasse. **Hydrozoa.**

Cnidarien mit meist ectodermal gelagerten Keimzellen und zellenloser Mittelschichte. Die Polypenform mit einfachem Darm (ohne Magenrohr und Scheidewände). Die Geschlechtstiere in der Regel Randsaummedusen oder medusoide Gemmen.

1. Ordnung. **Hydroidea.**[1]) **Hydroiden.**

Solitäre Polypen und Medusen oder festsitzende Stöcke bildende Hydrozoen.

Die Ausgangsform ist der Hydroidpolyp. Er besitzt einen schlauchförmigen Körper, welcher am apicalen Pole festsitzt (Fig. 297 *a*). Der freie gegenüberliegende Pol trägt die Mundöffnung; sie liegt an einer kegelförmigen Erhebung (Mundkegel) inmitten der schmalen Mundscheibe, die von einem Kranze von Fangarmen (Tentakeln) umstellt ist. Bei den *Tubulariiden* findet sich noch ein zweiter Tentakelkranz am Mundrande vor. Im einfachsten Falle sind vier Tentakel vorhanden, in deren Anordnung sich der vierstrahlig radiäre Bau des Polypen kundgibt; meist erscheint jedoch die Zahl der Tentakel vermehrt. Die Mundöffnung führt in den einfachen Darm, von welchem blind auslaufende Fortsetzungen in die Tentakel hineinreichen.

---

[1]) C. Gegenbaur, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. Würzburg 1854. L. Agassiz, Contributions to the Natural History of the United States of America, vol. III—IV, 1860—1862. Th. Hincks, A History of the British Hydroid Zoophytes. 2 vls. London 1868. G. J. Allman, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. 2 vls. London 1871—1872. N. Kleinenberg, Hydra. Leipzig 1872. Fr. E. Schulze, Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871. Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii. Leipzig 1873. K. Grobben, Ueber Podocoryne carnea. Sitzgsber. Akad. Wien 1875. H. N. Moseley, On the Structure of a Species of Millepora etc. Philos. Transact. London 1877. On the Structure of the Stylasteridae. Ibid. 1878. O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878. Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878. E. Haeckel, Monographie der Medusen. 2 Bde. Jena 1879—1881. A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883. C. Claus, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag—Leipzig 1883. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886. K. C. Schneider, Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. Arch. mikr. Anat. XXXV. 1890. J. Stschelkanowzew, Die Entwicklung von Cunina proboscidea. Mitt. zool. Stat. Neapel. XVII. 1906. A. Goette, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVII. 1907. A. G. Mayer, Medusae of the World. Vol. I. II. Washington 1910. A. Kühn, Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. Zool. Jahrb. XXX. 1910. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Ergebn. u. Fortschr. Zool. IV. 1913. P. Hanitzsch, Über die Generationszyklen einiger raumparasitischer Cuninen. Zoologica. H. 67. 1912. Vergl. ferner die Arbeiten von Huxley, Forbes, Leuckart, v. Beneden, Fol, A. Lang, v. Lendenfeld, A. Brauer, Levinsen, Maas, Wolff, Wulfert, Harm, Hadži, Will, Broch, Stechow u. a.

Ectoderm wie Entoderm (Fig. 299) bestehen aus einem Muskelepithel, dessen Fasern glatt sind und im ersteren längs, im letzteren ringförmig am Polypenleib verlaufen. An ihrer Außenseite weisen die Zellen des Ectoderms einen zarten Grenzsaum auf. Während die Zellen des Ectoderms plasmareich sind, zeichnen sich die umfangreicheren Entodermzellen durch starke Vakuolisierung aus und tragen Geißeln. In den Tentakeln bildet das Entoderm in vielen Fällen einen soliden, aus einer Reihe von zylindrischen Zellen aufgebauten axialen Stützstrang. Subepithelial liegen im Ectoderm die Bildungszellen der Nesselkapseln; sie strecken sich nach Reifung der Kapsel bis an die Oberfläche und bilden den Sinnesfortsatz, das Cnidocil, aus. Die Nesselkapseln finden sich am reichlichsten, zuweilen in Wülsten und Knöpfen gehäuft, an den Tentakeln.

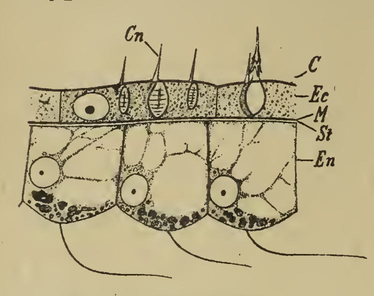


Fig. 299. Längsschnitt durch die Wand eines Tentakels von *Hydra oligactis* (nach F. E. Schulze).
Ec Ectoderm, *C* Grenzsaum, *M* Längsmuskelfasern, *St* Stützlamelle, *Cn* Cnidocil, *En* Entoderm. Die entodermalen Muskelfasern sind nicht abgebildet.

Das Nervensystem der Hydroidpolypen besteht aus einem Netz von Ganglienzellen und Nervenfasern, das subepithelial über der Muskelfaserschichte gelegen ist (Fig. 82); am dichtesten ist es an der Mundscheibe sowie den Tentakeln ausgebildet und erstreckt sich, wenn auch schwächer entwickelt, in das Entoderm. Im Ectoderm finden sich Sinnesnervenzellen zuweilen mit langen Sinnesfortsätzen (Palpocils). Zwischen Ecto- und Entoderm liegt eine von denselben abgeschiedene dünne, gallertige, zellenlose Mittelschichte (Stützlamelle).

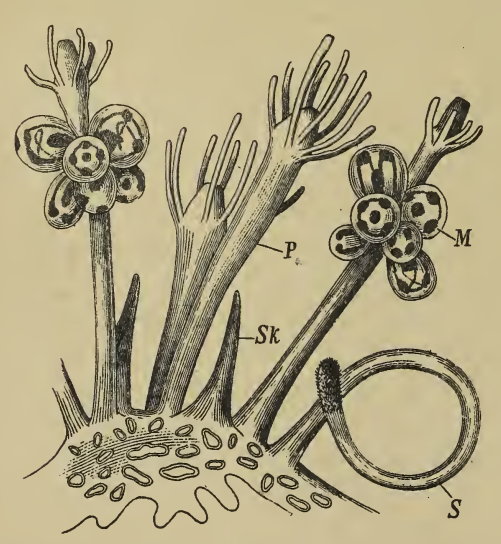


Fig. 300. *Podocoryne carnea* (nach Grobben).
P Polypen, *M* knospende Medusen an proliferierenden Polypen, *S* Spiralzooid, *Sk* Skeletpolypoid, alle verbunden durch das basale Coenosark. $^{20}/_{1}$

Der Polyp enthält nur ausnahmsweise die Genitalprodukte, und zwar subepithelial im Ectoderm (*Hydra*, deren Arten meist hermaphroditisch sind) (Fig. 220). Immer pflanzt sich aber der Polyp ungeschlechtlich durch Knospung, selten durch Teilung (*Protohydra*, *Polypodium*) fort. Die Knospen lösen sich bei der solitär bleibenden *Hydra* ab; sie verbleiben sonst miteinander im Verbande. Auf diese Weise entstehen dendritische oder moosförmige Stöckchen (Cormen), in denen die Einzel-

individuen durch röhrenförmige, den Stamm des Stockes und dessen Zweige bildende Verbindungen *(Coenosark)* zusammenhängen. Das Coenosark enthält einen Kanal, welcher mit dem Gastralraum der einzelnen Individuen kommuniziert (Fig. 225, 300).

Bei stockbildenden Formen wird an der Oberfläche des Ectoderms ein chitiniges, selten verkalktes *(Milleporiden, Stylasteriden)* Cuticularskelet abgeschieden, das vornehmlich an den die Polypen verbindenden Stammverzweigungen des Stockes sich entwickelt und zuweilen *(Campanulariidae)* in der Umgebung des Polypen ein kleines, becherartiges Gehäuse (Theca) bildet (Fig. 305 *a*).

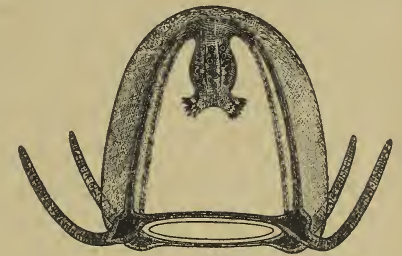


Fig. 301. Meduse von *Podocoryne carnea* (nach Grobben). 30/1

Nicht immer sind die Polypen eines Stockes gleich; es finden sich zunächst neben den gewöhnlichen Ernährungspolypen gewöhnlich proliferierende Individuen, welche die Geschlechtsindividuen erzeugen. Außerdem können modifizierte Polypenindividuen, sog. *Polypoide*, auftreten *(Hydractinia, Podocoryne, Plumularia)* (Fig. 300), so die mund- und tentakellosen Spiralzooids oder Tentakularzooids, sowie durch mächtige Entwicklung des Cuticularskeletes ausgezeichnete Skeletpolypoide. Die Geschlechtsindividuen sind die Quallen oder Medusen, welche sich vom Stocke ablösen und oft erst nach mit Metamorphose verbundener Größenzunahme geschlechtsreif werden; oder es erscheinen als Träger der Geschlechtsstoffe modifizierte vereinfachte Medusen, sog. *Medusoide (Millepora)*, oder *medusoide Gemmen (Gonophoren)*, sessil bleibende Individuen, die in verschiedenem Grade den Bau der Meduse noch zeigen und durch Rückbildung von letzterer abzuleiten sind.

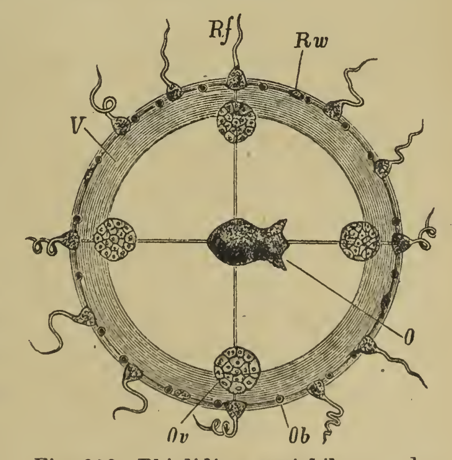


Fig. 302. *Phialidium variabile*, von der Subumbrellarseite gesehen. 12/1
O Mund, *Ob* Statocysten, *Ov* Ovarien, *Rf* Tentakel, *Rw* Randwülste (Randtuberkel), *V* Velum (nach Claus).

Die Hydroidmeduse (Fig. 301, 302) ist in der Regel von geringer Größe, wenngleich einzelne Formen wie *Aequorea, Geryonia* zu bedeutenderem Umfange heranwachsen. Sie besitzt eine tiefe oder mehr flache, glockenförmige Gestalt und ist charakterisiert durch den Besitz eines horizontalen muskulösen Randsaumes oder Velums (daher *Craspedota)*, der vom Glockenrande aus gegen die Subumbrellarhöhle vorspringt und deren Eingang verengt. Selten ist das Velum völlig reduziert (z. B. *Obelia)*. Am Glockenrande finden sich in radiärer Anordnung 4, 6, 8

oder auch eine größere Zahl von Randfäden (Tentakeln). In der Mitte der Subumbrella erhebt sich der Mundkegel, der am Ende die Mundöffnung trägt. Er führt in den zentralen Magen, von dem 4, 6, 8 oder mehr radial gelegene Gefäße bis zum Scheibenrande verlaufen, wo sie durch ein Ringgefäß verbunden sind. Von letzterem gehen die Entodermteile in die Randtentakel ab. Die interradial gelegenen breiten Teile des peripheren Darmes (Kranzdarmes) zwischen Radiärgefäßen und Ringgefäß sind durch die Gefäßlamelle vertreten (Fig. 297 *c*). Bei manchen Formen ist das Ringgefäß gegen die Subumbrellarhöhle zu mit Öffnungen versehen; diese liegen an subumbrellaren Höckern *(Subumbrellapapillen)*, die ihrem Vorkommen nach den Tentakeln und Randtuberkeln (Tentakelanlagen) des Scheibenrandes entsprechen, und dienen als Ausfuhrsöffnungen der wahrscheinlich als Harnorgane fungierenden entodermalen Auskleidung der Subumbrellapapillen.

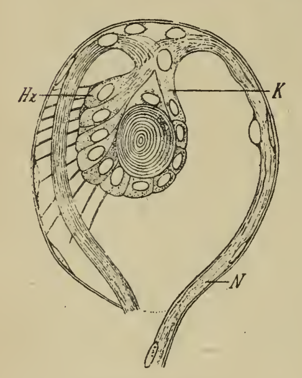


Fig. 303. Statocyste von *Carmarina hastata* (nach Hertwig).

K Statisches Kölbchen, *Hz* Sinneszellen, *N* Nervenstrang des exumbrellaren Nervenringes.

Die Muskulatur der Hydroidmeduse findet sich als Muskelepithel an der Subumbrella und dem Velum angeordnet; die Muskelfasern laufen zirkulär und sind quergestreift. Ihr wirkt die dicke zellenfreie Gallerte der Exumbrella entgegen, welche häufig von senkrecht verlaufenden elastischen Fasern durchsetzt ist. An ihrer Oberfläche wird die Exumbrella von einem flachen Epithel bedeckt.

Das ectodermale Epithel des Scheibenrandes an der Ansatzstelle des Velums sowohl exumbrellar als subumbrellar ist hoch, exumbrellar bewimpert, und besteht aus Stützzellen und schlanken Sinnesnervenzellen, deren basale Fasern einen stärkeren exumbrellaren und zarteren subumbrellaren *Nervenring* bilden (Fig. 99); auch liegen in den Nervenringen Ganglienzellen. Vom exumbrellaren Nervenring gehen die Fibrillenzüge zu den Tentakeln; der subumbrellare Nervenring hängt mit einem subepithelialen (oberhalb der Muskelfasern gelegenen) Plexus von Ganglienzellen in der Muskulatur der Subumbrella zusammen, während die Nerven zu den Sinnesorganen von beiden Nervenringen ausgehen können.

Die schon seit langer Zeit als *Sinnesorgane* in Anspruch genommenen *Randkörper* liegen am Scheibenrande an den Nervenringen und sind entweder Ocellen *(Anthomedusae)* oder statische Organe. Die Ocellen sind Augenflecke oder Sehgruben, zuweilen mit Linse. Die statischen Organe sind entweder frei vorstehende Kölbchen, welche dem exumbrellaren Nervenring angehören und entodermale Statolithen besitzen, auch in einem Bläschen eingeschlossen liegen *(Trachymedusae)* (Fig. 303), oder statische Gruben, bezw. Statocysten, die dem subumbrellaren Nervenringe angehören und ectodermale Statolithenzellen aufweisen *(Leptomedusae)* (vgl. p. 145—146, Fig. 99—101).

Die Medusen, bezw. Medusoiden, sind getrennten Geschlechts. Die Genitalorgane finden sich entweder am Mundkegel oder an den Radiärgefäßen und bilden vorspringende Wülste. Die Keimzellen gehören ursprünglich dem Ectoderm an, wenngleich sie nicht selten von der primären Lagerstätte aus durch amöboide Bewegung in das Entoderm übergeführt werden. Ursprünglich mochten sie am Mundkegel ihre Lage haben, wo sie sich auch jetzt in vielen Fällen im Ectoderm finden. Von hier aus erfuhren sie schon während der phylogenetischen Entwicklung eine Verschiebung nach der Peripherie in die Radiärkanäle und bei Rückbildung der Meduse zu einer medusoiden Gemme in das Coenosark des Stockes. Auf diese Weise scheint nach Weismann die Erklärung der Tatsache gegeben, daß in der ontogenetischen Entwicklung mancher Hydroiden die Keimzellen am Stocke entstehen und erst später in die Medusengemmen überwandern, in denen sie zur Reife gelangen.

Bei stockbildenden Formen kommt zuweilen Diöcie vor *(Tubularia, Podocoryne, Stylasteridae).*

Bei einigen Medusen findet sich auch ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung. Es entstehen auf diesem Wege stets Medusen, und zwar entweder am Mundkegel *(Sarsia gemmifera)* oder am Ringgefäß und Radiärkanälen. Auch wurde bei Jugendformen mancher Hydroidmedusen Teilung beobachtet *(Stomobrachium mirabile,* [Larvenform einer Aequoride], *Gastroblasta raffaelei* [wahrscheinlich identisch mit *Phialidium variabile*]).

Was die Entwicklung betrifft, so erleidet das Ei eine äquale oder inäquale Furchung. Es entsteht eine bewimperte Blastula, an welcher das Ectoderm durch polare Einwucherung oder multipolare Einwanderung, seltener durch Delamination *(Geryoniden)* gebildet wird (Fig. 196, 197). Die ovale Larve noch ohne Mund (sog. *Planula*) schwärmt aus, setzt sich mit dem apicalen Pole fest und entwickelt sich nach Durchbruch des Mundes und Bildung der Tentakel zum Polypen. Zuweilen *(Tubularia)* entwickelt sich das Ei direkt zu einer polypenartigen Larve, der sog. *Actinula.* Der Polyp pflanzt sich ungeschlechtlich durch Knospung fort und erzeugt zunächst ein Polypenstöckchen, an welchem dann die Geschlechtstiere, die Medusen, hervorsprossen. Letztere bringen nach ihrer Ablösung vom Stocke die Geschlechtsprodukte zur Reife. Die Entwicklung ist somit eine Metagenese. Letztere kann auch verdeckt sein, was für jene Fälle gilt, in denen das Geschlechtsindividuum nicht eine freie Meduse, sondern ein am Stocke verbleibendes Medusoid (medusoide Gemme, Gonophor) ist. Endlich kann in der Entwicklung die Polypengeneration und damit die Metagenese ganz ausfallen und aus dem Ei sogleich die Meduse hervorgehen *(Trachymedusae).* In letzterer Gruppe kommt es sekundär zur Ausbildung einer Metagenese bei *Cunina proboscidea.* Aus einer freischwimmenden Medusengeneration geht hier eine zweite kleinere, im Gastrovascularraum der ersteren sich entwickelnde, abweichend gebaute Medusengeneration hervor, die in den Magen von Geryonia gelangt. Erst deren sich hier ent-

wickelnde Nachkommen wachsen zu parasitierenden Stolonen aus, welche durch Knospung die freischwimmende erste Medusengeneration produzieren und im Zustande der Knospung die sog. Knospenähren des Geryoniamagens bilden (Stschelkanowzew).

Die Medusen erfahren häufig eine Metamorphose, die nicht nur auf einer Formveränderung des sich vergrößernden Schirmes und Mundstieles, sondern auch auf einer Vermehrung der Randfäden, Randkörper und selbst Radiärkanäle *(Aequorea)* beruht. Manche Hydroidmedusen werden in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung vor Eintritt in das Endstadium geschlechtsreif *(Phialidium variabile)*.

Die Schwierigkeit der Systematik wird durch den Umstand erhöht, daß die nächst verwandten Polypenstöckchen verschiedene Geschlechtsformen erzeugen können, wie z. B. *Branchiocerianthus* sessile Geschlechtsgemmen, *Corymorpha* freie Medusen hervorbringen. Auch können übereinstimmend gebaute Medusen, die man zu derselben Gattung stellen würde, von Hydroidstöcken verschiedener Familien aufgeammt werden *(Isogonismus)*. Daher erscheint es ebensowenig zulässig, der Einteilung ausschließlich die Geschlechtsgeneration zugrunde zu legen, als die Ammengeneration ohne die erstere zu berücksichtigen. Die Gruppe der *Hydrocoralliae* erweist sich als nicht aufrecht zu erhalten.



Fig. 304. Stück einer *Millepora* (Original). ca. 2/1
Man sieht die größeren Zellen für die Nährpolypen und die kleineren für die Tastpolypoide.

Die Hydroiden bewohnen mit wenigen Ausnahmen *(Hydra, Polypodium, Cordylophora, Craspedacusta)* das Meer und ernähren sich von tierischen Substanzen, *Mnestra* und *Polypodium* parasitisch. Die Medusen zeigen die Fähigkeit zu leuchten.

1. Unterordnung. *Hydrariae.* Solitäre nackte Polypen mit drüsiger Fußscheibe; pflanzen sich sowohl durch sich ablösende Knospen als geschlechtlich (zu bestimmten Zeiten) fort. Sind meist Hermaphroditen (Fig. 220).

Fam. *Hydridae.* Süßwasserpolypen, bekannt durch außerordentliche Regenerationskraft. Vermögen auch mittels der Fußscheibe den Ort zu verändern. *Hydra oligactis* Pall. (*fusca* L.), getrenntgeschlechtlich; *H. viridissima* Pall. (*viridis* L.), *H. vulgaris* Pall. (*grisea* L.). Europa.

Hier läßt sich vielleicht anschließen *Protohydra leuckarti* Grff. Tentakellos. Fortpflanzung durch Querteilung. Ostende; ferner *Polypodium hydriforme* Ussow, Parasit in Eiern des Sterlets. Rußland.

2. Unterordnung. *Tubulariae (Anthomedusae).* Von chitiniger Cuticula überkleidete Polypenstöckchen; Polypen nackt, ohne becherförmige Theka (Athecata). Die Medusen oder medusoiden Gemmen sprossen am Leibe der Polypen oder am Stock. Die Medusen *(Anthomedusen, Ocellaten)* besitzen meist Augenflecke. Die Genitalorgane liegen am Mundkegel.

Fam. *Clavidae.* Polypen keulenförmig mit zerstreut stehenden fadenförmigen Tentakeln. Meist medusoide Gemmen. *Clava squamata* Müll. Nordsee. *Cordylophora lacustris* Allm. Diöcisch. Im Brackwasser der Nord- und Ostsee und im Süßwasser. *Turris (Tiara) pileata* Forsk. Meduse mit großem kegelförmigen Scheitelaufsatz und zahlreichen Tentakeln. Mittelmeer, Atl. Oz.

Fam. *Bougainvilliidae.* Tentakel des Polypen nach dem Mundkegel zu in einen oder mehrere dicht gedrängte Kreise zusammengerückt. Stöcke krusten- oder baumförmig (Fig. 225). Häufig Polymorphismus. *Podocoryne carnea* Sars. Stock krustenförmig. Mit Medusen *(Oceania).* Diöcisch. Mittelmeer (Fig. 300, 301). *Hydractinia echinata* Flem. Mit medusoiden Gemmen. Nordsee. *Bougainvillia ramosa* Bened. Mit Medusen. *Rathkea (Lizzia) octopunctata* Sars. Nordsee. *Clathrozoon wilsoni* W. B. Sp. Gorgoniden-ähnliche derbe Kolonien mit aus einem röhrigen Netzwerk gebildetem Coenosark. Polypen in zellenartigen Räumen. Außerdem Tentakularzooids. Australien. Führen zu den Stylasteriden hinüber.

Fam. *Stylasteridae.* Korallen-ähnliche verästelte Stöcke mit verkalktem Cuticularskelet. Coenosark aus einem röhrigen Netzwerk gebildet mit nach der Oberfläche geöffneten zellenartigen Räumen für die Nährpolypen und Tastpolypoide, die in größerer Zahl häufig kreisförmig um je einen Nährpolypen angeordnet sind. Nährpolypen Bougainvillien-ähnlich. Mit medusoiden Gemmen. Diöcisch. Meist Tiefseebewohner. *Stylaster roseus* Pall. Atl. Oz. *Distichopora coccinea* Gray. Still. Oz.

Fam. *Eudendriidae.* Tentakeln des Polypen in einem Kreis angeordnet. Mundkegel rüsselförmig, scharf vom Polypenkörper abgesetzt. Stöcke baumförmig verzweigt. Mit medusoiden Gemmen. *Eudendrium ramosum* L. Atl. Oz. Mittelmeer.

Fam. *Corynidae.* Polypen keulenförmig mit geknöpften Tentakeln. *Syncoryne sarsi* Lov. Mit Medusen *(Sarsia tubulosa).* Nord- und Ostsee. *Sarsia gemmifera* Forb. Meduse, bildet Knospen am Mundkegel. Atl. Oz. *Coryne pusilla* Gärtn. Mit medusoiden Gemmen. Nordsee. *Solanderia rufescens* Jäderh. Mächtige baumförmige Gorgonidenähnliche Stöcke mit aus einem dichten Netzwerk gebildetem Coenosark. Japan. Führen zu den Milleporiden hinüber. *Stauridium cladonema* H. Zugehörige Meduse (*Cladonema radiatum* Duj.) mit 8 verästelten Tentakeln. Mittelmeer. *Clavatella prolifera* Hcks. Zugehörige Meduse als *Eleutheria dichotoma* Qtrf. beschrieben. Atl. Oz., Mittelmeer. *Mnestra parasites* Krohn, parasitisch an Phyllirhoë bucephalum lebende Meduse. Mittelmeer.

Fam. *Milleporidae.* Korallenähnliche massige oder krustenförmige Stöcke mit verkalktem Cuticularskelet. Das aus einem röhrigen Netzwerk gebildete Coenosark mit oberflächlichen zellenartigen Räumen zur Aufnahme der Nährpolypen und Tastpolypoide, die in größerer Zahl häufig kreisförmig um die Nährpolypen angeordnet stehen. Polypen mit geknöpften Tentakeln. Als Geschlechtsindividuen wurden bei einzelnen Arten freischwimmende Medusoide beobachtet. Die Milleporiden beteiligen sich am Aufbau der Korallenriffe. *Millepora alcicornis.* L. Weit verbreitet (Fig. 304).

Fam. *Tubulariidae.* Polypen tragen außer dem Tentakelkranz einen den Mund umstellenden Kreis fadenförmiger Tentakel. Die Geschlechtsindividuen knospen an der Mundscheibe. *Tubularia mesembryanthemum* Allm. Stöckchen mit kriechenden Wurzelverzweigungen, auf denen sich einfache Äste mit endständigen Polypen erheben. Medusoide Gemmen. Diöcisch. Adria. *Corymorpha* Sars. Der von gallertiger Cuticula umhüllte Stiel des solitären Polypen befestigt sich mit wurzelförmigen Fortsätzen. Die freiwerdende Meduse (Steenstrupia) mit einem Randfaden, aber bulbösen Anschwellungen am Ende der übrigen Radiärkanäle. *C. nutans* Sars. Nordsee. *Branchiocerianthus (Monocaulus) imperator* Allm. Solitärer bilateralsymmetrischer Polyp, bis meterlang, mit medusoiden Gemmen. Tiefsee, Japan. *Pelagohydra mirabilis* Dendy. Freischwimmender solitärer Polyp mit apikalem Floß. Ostküste von Neuseeland.

3. Unterordnung. *Campanulariae (Leptomedusae).* Polypenstöcke, deren chitinige Skeletröhren des Coenosarks sich um die Polypen in der Regel zu becherförmigem Gehäuse (Theka) erweitern (Thecata). Polypen stets nur mit einem Tentakelkranz. Die Geschlechtsindividuen entstehen fast regelmäßig an proliferierenden Polypoiden ohne Mund und Tentakeln und sind bald sessile Gemmen, bald Medusen mit Geschlechtsorganen an den Radiärkanälen und subumbrellar entstehenden statischen Bläschen *(Vesiculaten).*

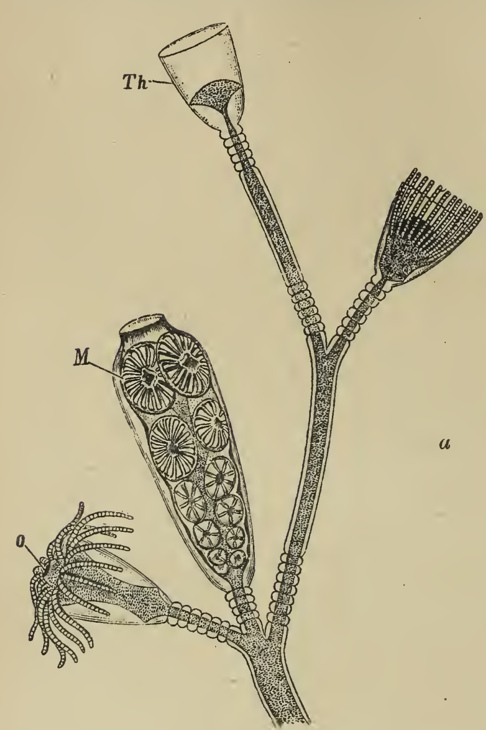


Fig. 305 *a.* Zweig eines Stöckchens von *Obelia dichotoma.* $^{20}/_{1}$ *O* Mundöffnung eines vorgestreckten Nährpolypen, *M* Medusenknospen am proliferierenden Polypoid, *Th* becherförmiges Gehäuse (Theca) eines Nährpolypen.

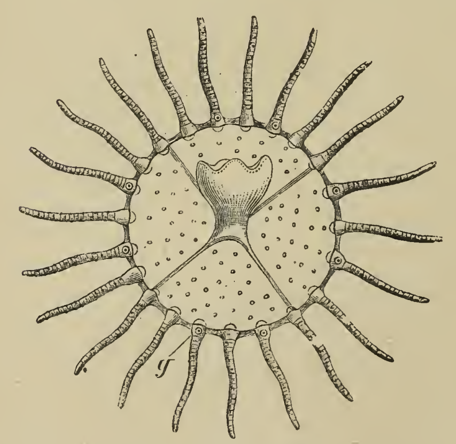


Fig. 305 *b.* Meduse von *Obelia dichotoma*, noch ohne Geschlechtsorgane. *g* Statocysten. $^{20}/_{1}$

Fam. *Campanulariidae.* Stöcke einfach oder verästelt, die glockenförmigen Theken besitzen geringelte Stiele. *Campanularia (Clytia) johnstoni* Ald. Meduse wahrscheinlich *Phialidium variabile* Cls. (Fig. 302), pflanzt sich durch Teilung fort, dürfte mit *Gastroblasta raffaelei* Lang identisch sein. *Obelia dichotoma* L., Meduse flach, scheibenförmig, mit zahlreichen Randtentakeln, Velum völlig reduziert (Fig. 305). *Laomedea caliculata* Hcks. Mit Gonophoren. Mittelmeer. Verwandt: *Mitrocoma annae* H. Mittelmeer.

Fam. *Sertulariidae.* Stock verzweigt, Polypen besitzen sitzende flaschenförmige Becher und sind zweireihig an entgegengesetzten Seiten des Stammes und der Äste angeordnet. Mit Gonophoren. *Sertularia abietina* L. Mittelmeer.

Fam. *Plumulariidae.* Stöckchen meist federförmig verzweigt. Polypen einreihig nur an den Ästen; Theka sitzend. Neben denselben besondere kleine Individuen (Nematophoren). Stets Gonophoren. *Plumularia halecioides* Ald., Adria. *Aglaophenia pluma* L. Theken der proliferierenden Individuen zu sog. Corbulae vereinigt. Mittelmeer. *Antennularia antennina* L. Europäische Meere.

Fam. *Campanopsidae.* Polypenstöckchen zart, die Polypen Campanularia-ähnlich, jedoch ohne Theka. Medusen erreichen eine ansehnliche Größe und besitzen Subumbrellarpapillen. *Aequorea forskalea* Pér. Lsr. Medusen mit zahlreichen

Radiärgefäßen und Randtentakeln. *Octorchis campanulatus* Cls. Atl. Oz., Mittelmeer. *Phortis (Irene) pellucida* Will, *Tima flavilabris* Eschz. Mittelmeer.

4. Unterordnung. *Trachymedusae.* Medusen mit festem, oft durch vom Rande radial verlaufende Nesselstreifen (Schirmspangen) gestütztem Schirm, mit starren, von solidem Zellstrang erfüllten Tentakeln, welche auf den Jugendzustand beschränkt sein können (Larven der *Geryoniden*), mit exumbrellar entstandenen statischen Organen. Genitalorgane an den Radiärkanälen. Entwicklung ohne polypenförmige Ammengeneration durch Metamorphose.

Fam. *Trachynemidae.* Mit 8 Radiärkanälen. Die Genitalorgane entwickeln sich an bläschenförmigen Ausstülpungen der Radiärkanäle. *Sminthea (Trachynema) eurygaster* Gegnb. Atl. Oz., Mittelm. *Rhopalonema velatum* Gegnb. Weit verbreitet. *Aglaura hemistoma* Pér. Lsr. Weit verbreitet *Craspedacusta (Limnocodium) kawaii* Oka, Süßwasserform. Jantsekiang.

Fam. *Geryoniidae.* Rüsselquallen. Schirmrand mit mächtigem Nesselwulst, Schirmspangen vorhanden. 4—6 hohle Randtentakeln. Ein kurzer rüsselförmiger Mundkegel am Ende eines langen Magenstieles. Die Genitalorgane in Gestalt flacher Blätter an den Radiärkanälen. *Liriope eurybia* H. Mit 4 Tentakeln. Magenstiel in einen innerhalb des Mundkegels gelegenen Zungenkegel auslaufend. *Geryonia proboscidalis* Forsk. Mit 6 Tentakeln. (Wahrscheinlich = *Carmarina hastata* H.) Mit vom Ringkanal entspringenden blinden Centripetalkanälen, Mittelmeer (Fig. 306).

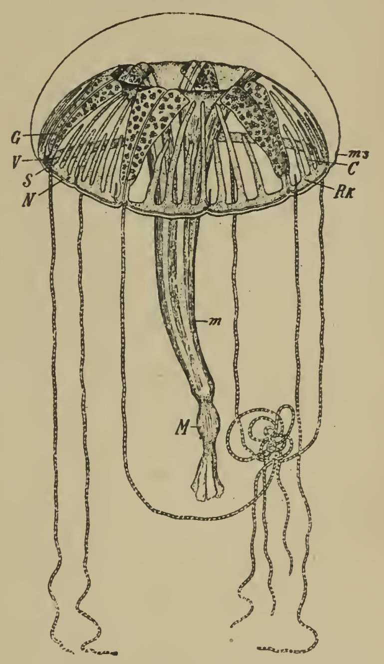


Fig. 306. *Geryonia proboscidalis (Carmarina hastata)* (nach Haeckel). 1/2
m Magenstiel, *M* Mundkegel, *N* Nervenring, *S* statische Sinnesorgane, *Rk* Ringkanal, *C* Centripetalkanäle, *ms* Schirmspangen, *G* Genitalorgan, *V* Velum.

Fam. *Aeginidae (Narcomedusae).* Von scheibenförmiger Gestalt, Umbrella knorpelhart. Mit radialen Magentaschen an Stelle der Radiärkanäle. Ringgefäß häufig fehlend. Die starren Tentakeln entspringen auf der Exumbrella vom Rande entfernt und sind mit letzterem durch Spangen verbunden. Geschlechtsorgane an den radialen Magentaschen. *Cunina lativentris* Gegnb. Atl. Oz., Mittelmeer. *C. proboscidea* Metschn. Bildet die sog. Knospenähren im Magen der Geryoniden. *Solmaris (Aegineta) flavescens* Köll. *S. (Polyxenia) leucostyla* Will. Mittelmeer. *Solmundella bitentaculata* Q. G. (*Aeginopsis mediterranea* J. Müll.) Mit 2 Tentakeln. Weit verbreitet.

Von den meisten Autoren als zu den Hydroiden gehörig wird die eigentümliche, bis 8 *mm* große *Tetraplatia* W. Busch[1]) betrachtet, für die von Carlgren eine besondere den Trachymedusen einzuordnende Gruppe *Pteromedusae* gebildet wird. Der bewimperte Körper von *Tetraplatia,* von Gestalt einer vierseitigen Doppelpyramide, ist durch den Besitz von acht der Bewegung dienenden, im Äquator des Körpers

[1]) Außer Busch, Krohn, Bargoni vgl. C. Claus, Über Tetrapteron (Tetraplatia) volitans. Arch. f. mikr. Anat. XV, 1878. C. Viguier, Études sur les animaux inférieures de la baie d'Alger. 4. Le Tétraptère. Arch. zool. expér. 1890. O. Carlgren, Die Tetraplatien. Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp. XIX, 1909.

entspringenden Randlappen ausgezeichnet, die zu vier Doppelflügellappen vereinigt und durch eine Randleiste verbunden sind. Diese Randbildungen werden als Schirmrand und ein Saum unterhalb derselben als Velum gedeutet (Carlgren). An jedem Randlappen eine Statocyste mit statischen Kölbchen im Innern. Der am hinteren Körperende gelegene Mund führt in einen einfachen Gastralraum. Die Stützlamelle ist zellenlos. Es besteht Getrenntgeschlechtlichkeit. Die Genitalorgane in Form von vier ektodermalen eingestülpten Säcken, die zwischen den Randlappen ausmünden. *Tetraplatia volitans* W. Busch. Mit vier den oralen und aboralen Teil des Körpers verbindenden Säulen zwischen den Randlappen. Mittelmeer, Ind. Oz. *T. chuni* Carlgren. Ohne Säulen. Atl. Oz. bei Kapstadt.

2. Ordnung. **Siphonophora, Schwimmpolypen, Röhrenquallen.**[1])

Freischwimmende polymorphe Stöcke von Hydroidmedusen.

In morphologischer Beziehung sind die Siphonophoren Tierstöcke; physiologisch erscheinen sie jedoch weit mehr wie andere Cormen als einfache Individualität, und zwar infolge des hochentwickelten Polymorphismus und der weitgehenden, in Form und Leistung erfolgten wechselseitigen Anpassung der den Siphonophorenstock aufbauenden Individuen.

An der Siphonophore (Fig. 307) läßt sich als Träger der übrigen Individuen der *Stamm (Hydrosom)* unterscheiden. Derselbe ist meist langgestreckt röhrenförmig und sehr kontraktil, unverästelt, selten mit einfachen Seitenzweigen versehen; zuweilen erscheint er in seinem unteren Teile *(Physophora)* oder vollständig zu einem kurzen Sacke *(Physalia)* aufgetrieben oder scheibenförmig gestaltet *(Disconectae)*. Er enthält bei allen *Pneumatophorae* in seinem aufgetriebenen apicalen, oft durch einen lebhaft gefärbten Pigmentfleck ausgezeichneten Ende eine Luftkammer (Pneumatophor); letztere entsteht als Einsenkung des Ectoderms und sondert in ihrem oberen Teile eine Chitinmembran (Luftflasche) aus, während der untere Teil

---

[1]) Außer Eschscholtz, C. Vogt, Huxley, A. Agassiz vgl.: A. Kölliker, Die Schwimmpolypen von Messina. Leipzig 1853. C. Gegenbaur, Beiträge zur näheren Kenntnis der Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 1854. R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen I. Gießen 1853; Zur näheren Kenntnis der Siphonophoren von Nizza. Arch. f. Naturgesch. 1854. E. Haeckel, Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869. E. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIV. 1874. C. Claus, Ueber Halistemma tergestinum. Arbeit. zool. Inst. Wien I. 1878. E. Haeckel, Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger, 1889. C. Chun, Die canarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. Abh. Senckenb. Naturf. Gesell. XVI, XVIII. 1890, 1892. Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verhandl. deutsch. Zool. Ges. 1897. K. C. Schneider, Mittheilungen über Siphonophoren. Zool. Jahrb. IX. 1896. Arb. zool. Inst. Wien. XI, XII. 1899—1900. Th. Schaeppi, Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXXII. 1898. R. Woltereck, Über die Entwicklung der Velella etc. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904. O. Steche, Die Genitalanlagen der Rhizophysalien. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVI. 1907. L. Lochmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Ebendas. CVIII. 1914. Ferner die Arbeiten von Korotneff, Bedot, Studer, Münter u. a.

als Gasdrüse fungiert, welche die Luft abscheidet. Der Luftsack, der durch radiale Septen mit der äußeren Stammwand verbunden ist, hat die Bedeutung eines hydrostatischen Apparates. Bei den *Physalien* erscheint er zu einer umfangreichen Blase aufgetrieben, bei den *Disconecten* zu einer gekammerten Scheibe modifiziert; in beiden Fällen sowie bei *Rhizophysa* sind am Apicalpole eine oder mehrere Öffnungen zum Austritt der Luft vorhanden. Bei den *Auronectae* mündet der Luftsack durch einen besonderen glockenförmigen, Gas sezernierenden Anhang (Aurophor) nach außen (Fig. 312).

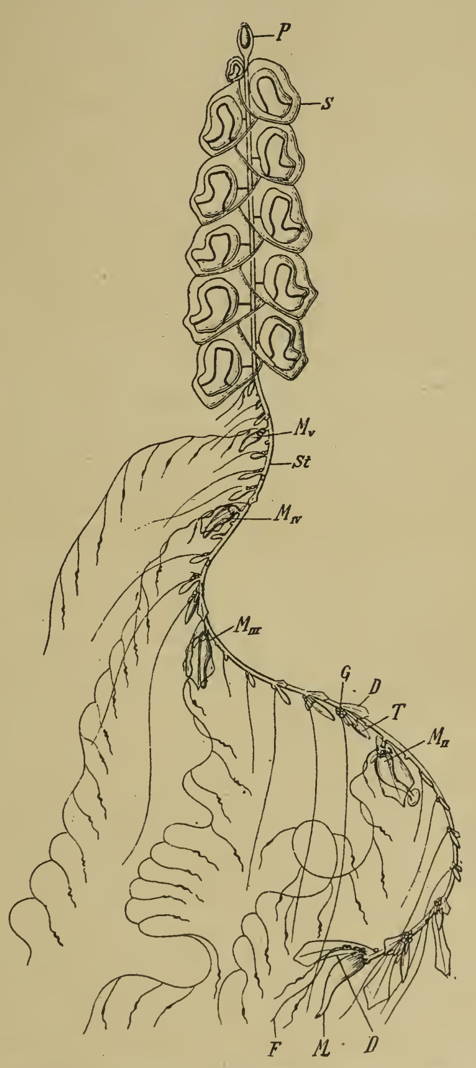


Fig. 307. *Cupulita (Halistemma) picta.* ca. $^1/_1$ *St* Stamm, *P* Pneumatophor, *S* Schwimmglocken, $M_I - M_V$ die kontinuierlich an Größe und Alter abnehmenden Magenschläuche mit Fangfäden *(F)* und Deckstück *(D)*: dazwischen in gleicher Reihenfolge die internodialen Stammgruppen, bestehend aus Taster *(T)* mit Fangfaden und Deckstück; an denselben die Gonophorentrauben *(G)* (nach Chun).

Am Stamme sprossen zahlreiche Anhänge, und zwar entweder einseitig in einer Linie (Ventralseite), welche jedoch infolge spiraliger Drehung des Stammes gleichfalls gedreht erscheint und eine entsprechende Anordnung der Anhänge bedingt, oder es sind wie bei den *Disconecten* die Individuen an der Unterseite des scheibenförmigen Stammes in konzentrischen Reihen angeordnet. Im ersteren Falle liegen die Anhänge in Gruppen (Cormidien), die jüngsten Anhänge gegen das apicale Ende des Stammes zu. Eine größere Komplikation ergibt sich dadurch, daß zwischen die primäre Individuenreihe neue Individuenreihen mit gleichfalls apicalwärts gelegener Knospungszone eingeschaltet sein können. Wo im oberen Teile des Stammes Schwimmglocken auftreten, besitzen sie eine besondere apicale Knospungszone.

Bei den meisten Siphonophoren findet sich am oberen Teile des Stammes eine Anzahl von medusoiden *Schwimmglocken.* Diese sprossen in einer Linie am Stamme, ihre definitive Anordnung in einer zwei- oder mehrreihigen Schwimmsäule entspricht einer

spiralen Drehung des Stammes, die jener des unteren Stammteiles entgegengesetzt gerichtet ist. Die Schwimmglocken sind im Zusammenhange mit ihrer Anordnung am Stamme bilateral-symmetrisch gestaltet, wiederholen im übrigen den Bau der Hydroidmeduse, entbehren aber des Mundkegels und der Mundöffnung sowie der Tentakeln (*Desmophyes* besitzt rudimentäre Randfäden) sowie der Randkörper. Dafür erlangt im Zusammenhange mit der lokomotiven Leistung die tief glockenförmige Subumbrella eine um so kräftigere Muskelbekleidung. Die *Disconecten* und *Cystonecten* entbehren der Schwimmglocken.

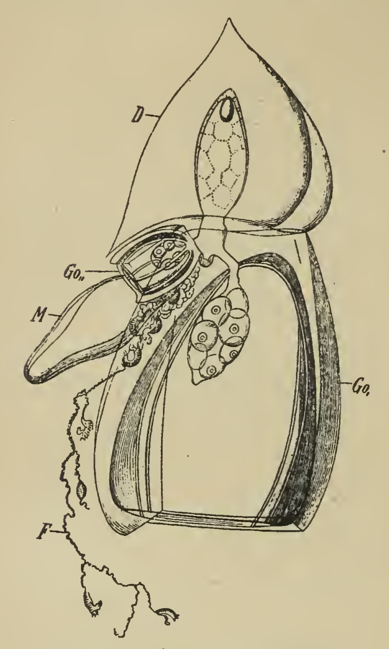


Fig. 308. *Eudoxia eschscholtzi*, das freiwerdende Cormidium von *Muggiaea kochi* (nach Chun). 40/1
D Deckstück, *M* Magenschlauch, *F* Fangfaden *Go*, Genitalmedusoid, *Go₁*, jüngeres Genitalmedusoid.

Stets auftretende Anhänge der Siphonophoren sind die *Magenschläuche;* es sind Gebilde von schlauchförmiger Gestalt, am freien Ende mit einer rüsselförmigen erweiterungsfähigen Mundöffnung versehen. An ihrer Basis tragen sie einen langen, sehr kontraktilen *Fangfaden;* er bleibt selten einfach, in der Regel trägt er zahlreiche Seitenzweige. Stets sind die Fangfäden reich mit Nesselkapseln besetzt, welche namentlich an den Enden der Seitenzweige in großen, lebhaft gefärbten Anschwellungen, den *Nesselknöpfen,* besonders dicht gehäuft sind. In ihrer besonderen Gestaltung bieten die Nesselknöpfe wertvolle Anhaltspunkte für die Systematik.

Weitere Anhänge sind die mundlosen wurmförmigen *Taster,* welche an ihrer Basis gleichfalls einen, aber einfachen und kürzeren Fangfaden tragen und zuweilen einen Porus am freien Ende besitzen. Sie fehlen den *Calycophorae.* Endlich finden sich bei den *Calycophoren* und den meisten *Physonecten* blattförmige, knorpelig harte *Deckstücke,* die über den Tastern und Magenschläuchen auftreten und als Schutzanhänge für dieselben sowie die Genitalglocken fungieren.

Als Geschlechtsindividuen treten Medusen oder medusoide Gemmen auf, die an der Basis von Tastern oder Magenschläuchen, zuweilen an besonderen proliferierenden Blastostylen knospen. Bei den *Disconecten* lösen sich die Geschlechtsindividuen als Medusen los und bringen in der Tiefsee die Geschlechtsstoffe zur Ausbildung. Die Reifung der Genitalprodukte in der Tiefsee dürfte auch für die Gonophoren der *Cystonectae* gelten. Bei den *Diphyiden* und *Monophyiden* verbleiben die Genitalmedusoide als Schwimmglocken an den sich hier als sog. *Eudoxien* ablösenden Cormidien

(Fig. 308). In den übrigen Fällen sind es in der Regel medusoide Gemmen, die weiblichen mit einem einzigen Ei. Männliche und weibliche Genitalzellen entstehen im Mundkegel, durchgängig gesondert in häufig verschieden gestalteten Medusoiden, finden sich aber meist nebeneinander monöcisch an demselben Stocke vereinigt. Diöcisch sind die *Cystonectae*, ferner *Apolemia uvaria*, *Diphyes acuminata*.

In Hinsicht auf den histologischen Bau stimmen die Siphonophoren mit den Hydroiden im wesentlichen überein. Auch ein Nervensystem wurde als Plexus epithelial oder subepithelial gelagerter Nervenzellen im Ectoderm, aber auch im Entoderm nachgewiesen.

Die Eier der Siphonophoren erfahren eine totale und äquale Furchung; eine Furchungshöhle fehlt. Es entsteht eine bewimperte Planula, an welcher bald einseitig die Knospungslinie sich ausbildet, indem hier das Ectoderm sich verdickt und das Entoderm aus kleinen Zellen besteht. Am Hinterende der Planula bricht nach Ausbildung der Urdarmhöhle die Mundöffnung durch. Die Planula stellt die Anlage des primären Magenschlauches (Stammes) vor (Fig. 309).

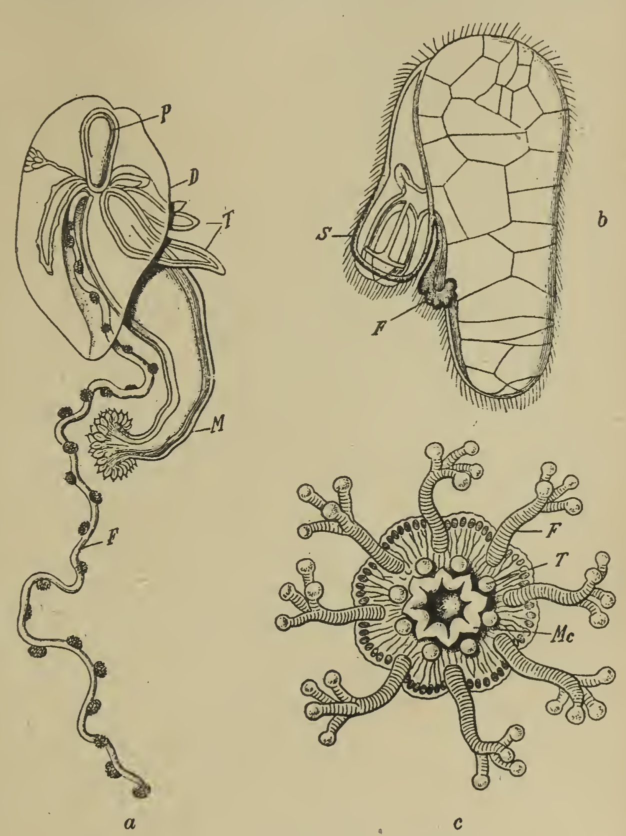


Fig. 309. Siphonophorenlarven.

a Siphonulalarve einer Physophoride *(Discolabe)*. *P* Pneumatophor, *M* primärer Magenschlauch, *D* kappenförmiges Deckstück, *T* Anlagen von Tastern, *F* Fangfaden. — *b* Larve von *Epibulia aurantiaca*. *S* Schwimmglocke, *F* Fangfaden. — *c* Disconulalarve von *Porpita* von der Unterseite gesehen. *Mc* zentraler Magenschlauch, *F* Fangfaden, *T* Anlagen von Tastern (*a*, *c* nach Haeckel, *b* nach Metschnikoff).

Bei den *Calycophoren* entsteht an der Planula zuerst eine (larvale, später abgeworfene) Schwimmglocke und ein Fangfaden (Fig. 309 *b*); die Larve der *Pneumatophoren* ist durch frühzeitige Ausbildung der Luftflasche sowie in den meisten Fällen durch das Auftreten eines kappenförmigen Deckstückes, welches später abgeworfen wird, ausgezeichnet. Die aus primärem Deckstück, Magenschlauch und Fangfaden bestehende Larve wird

von Haeckel als *Siphonula* bezeichnet und einer Meduse gleichgestellt. Dem bei *Disconecten* auftretenden achtstrahligen (Fig. 309 *c*) Larvenstadium (*Disconula* Haeckel) geht ein siphonulaartiges bilaterales Stadium voraus. Indem in der späteren Entwicklung neue Knospenanlagen auftreten, kommt es zur Ausbildung eines kleinen Stockes, häufig mit provisorischen larvalen Anhängen.

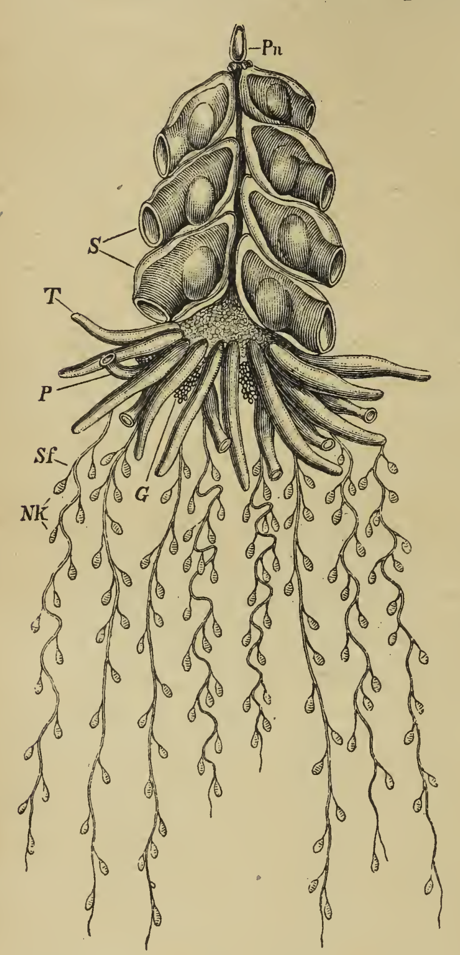


Fig. 310. *Physophora hydrostatica.* 1/1
Pn Pneumatophor, *S* Schwimmglocken, zweireihig in der Schwimmsäule angeordnet, *T* Tentakel, *P* Magenschlauch, *Sf* Fangfaden mit Nesselknöpfen (*Nk*), G Genitalträubchen.

Die Siphonophoren sind Meeresbewohner und gehören zu den schönsten Formen der pelagischen Tierwelt. Ihr meist durchsichtiger, zuweilen lebhaft gefärbter Körper hat auch Leuchtvermögen.

Von der ältesten, nunmehr verlassenen morphologischen Auffassung abgesehen, nach der die Siphonophore als einfaches Medusenindividuum mit vervielfältigten und dislozierten Organen (Huxley) betrachtet wird, stehen sich zwei Auffassungen des Siphonophorenkörpers gegenüber; die eine, welche auf Vogt und Leuckart zurückgeht, sieht in der Siphonophore einen Stock polypoider (Magenschläuche, Taster) und medusoider Individuen (Schwimmglocke, Deckstücke, Geschlechtsindividuen), die andere führt die Siphonophore auf eine sprossende Meduse zurück und betrachtet dieselbe als Stock von Medusoiden, zum Teil mit wiederholten und dislozierten Organen (Metschnikoff, P. E. Müller, Haeckel). Die letztgenannte, von Haeckel in seiner „Medusomtheorie" vertretene Auffassung, jedoch mit der (schon von Hatschek bezeichneten) Modifikation, daß eine bloße Organvermehrung wohl nicht anzunehmen ist, sondern alle Anhänge als verschieden ausgebildete Medusome anzusehen sein werden, betrachtet eine Gruppe von Anhängen, und zwar Deckstück, Magenschlauch und Fangfaden zusammen als eine modifizierte Meduse (Medusom). Die Siphonulalarve (Fig. 309 *a*) zeigt diesen Aufbau. Sie erscheint als primäres Medusom, an dessen Magenschlauch durch Knospung gleiche Anhangsgruppen, welche durch Magenschlauch

oder Taster mit Fangfaden samt Deckstück repräsentiert werden, entstehen. Doch gibt es auch reduzierte Medusome, bei denen die Deckstücke fehlen. Das Medusom bildet zusammen mit einer an demselben gesproßten Geschlechtsmeduse einen untergeordneten Medusenstock, ein sog. Cormidium, wie sich daselbe am besten in den sich ablösenden *Eudoxien* der *Diphyiden* zeigt (Fig. 308). Die Schwimmglocken sind wahrscheinlich aus den steril gewordenen Geschlechtsmedusen des primären Medusoms hervorgegangen.

1. Unterordnung. *Calycophorae.* Mit langem Stamme, mit Ölbehälter, mit einer, zwei oder mit mehreren Schwimmglocken. Taster fehlen. Die Anhänge entspringen gruppenweise in gleichmäßigen Abständen und können mit dem Stamme in einen Raum der Schwimmglocken zurückgezogen werden. Jede Individuengruppe besteht aus einem Magenschlauch nebst Fangfaden mit nackten nierenförmigen Nesselknöpfen und einem Deckstücke sowie Geschlechtsmedusoid. Diese Cormidien lösen sich bei den meisten *Diphyiden* und den *Monophyiden* als sog. Eudoxien vom Stammesende zu selbständiger Existenz ab, wobei das Genitalmedusoid zugleich als Schwimmglocke fungiert.

Fam. *Monophyidae.* Mit einer einzigen Schwimmglocke am oberen Stammende. *Monophyes irregularis* Cls., *Sphaeronectes gracilis* Cls. (mit *Diplophysa inermis* Gegnb.), *Muggiaea kochi* Chun (mit *Eudoxia eschscholtzi* W. Busch), Mittelmeer (Fig. 308).

Fam. *Diphyidae.* Mit zwei großen, einander gegenüberstehenden Schwimmglocken am oberen Stammende. *Diphyes acuminata* Leuck. (mit *Eudoxia campanulata),* diöcisch (Fig. 311). *D. quadrivalvis* Lsr. (*Epibulia aurantiaca* Vogt), *Abyla pentagona* Eschz. (mit *Eudoxia cuboides), Praya maxima* Gegnb. Mittelmeer. Einen Übergang zu den Polyphyiden bildet *Desmophyes* H. (Fam. *Desmophyidae),* mit zweizeiliger Schwimmsäule.

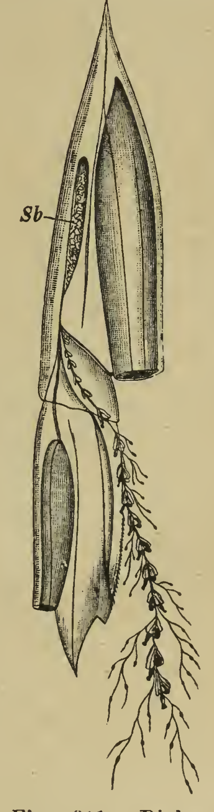


Fig. 311. *Diphyes acuminata.* ca. 5/1
Sb Ölbehälter in der oberen Schwimmglocke.

Fam. *Polyphyidae.* Mit zweizeiliger Schwimmsäule an einer oberen seitlichen Abzweigung (Nebenachse) des Stammes, ohne Deckstücke. Die Geschlechtsmedusoide traubenförmig gruppiert. *Hippopodius luteus* Forsk. Mittelmeer.

2. Unterordnung. *Pneumatophorae.* Mit Pneumatophor am apicalen Ende des langgestreckten spiraligen oder verkürzten Stammes.

1. Tribus. *Physonectae.* Stamm langgestreckt, selten sackförmig erweitert, mit flaschenförmigem Pneumatophor; mit zwei- oder mehrreihiger Schwimmsäule, zuweilen an Stelle letzterer ein Kranz von Deckstücken. Deckstücke meist vorhanden. Die Geschlechtsindividuen sind medusoide Gemmen; die weiblichen mit je einem Ei.

Fam. *Apolemiidae.* Individuengruppen am Stamm in weiten Abständen von einander. *Apolemia uvaria* Lsr. Mittelmeer. Diöcisch.

Fam. *Agalmidae.* Stamm sehr lang, die Individuengruppen dicht aufeinander folgend. *Halistemma rubrum* Vogt, *Cupulita (Halistemma) picta* Metschn. (Fig. 307), *Agalmopsis sarsi* Köll.; *Forskalia contorta* M.-E., mit mehrzeiliger Schwimmsäule. Mittelmeer.

Fam. *Physophoridae.* Stamm zu einem spiraligen Sack erweitert. Deckstücke fehlen. *Physophora hydrostatica* Forsk. Mittelmeer (Fig. 310). *Discolabe* Eschz.

Fam. *Athorybiidae.* Stamm kurz, ohne Schwimmsäule, mit einer Krone wirtelförmig gestellter Deckstücke. *Athorybia rosacea* Forsk. Mittelmeer.

2. Tribus. *Auronectae.* Mit großem Pneumatophor, welcher durch einen seitlichen Sack (Aurophor) ausmündet. Mit einem Kranz von Schwimmglocken. Stamm eiförmig, knorpelhart, durchsetzt von einem Netzwerk anastomosierender Kanäle des Darmes, Magenschläuche mit Fangfäden und einem Blastostyle mit Geschlechtsgemmen in dichter allseitiger Anordnung um einen zentralen Magenschlauch. Keine Deckstücke (Fig. 312). Tiefseebewohner.

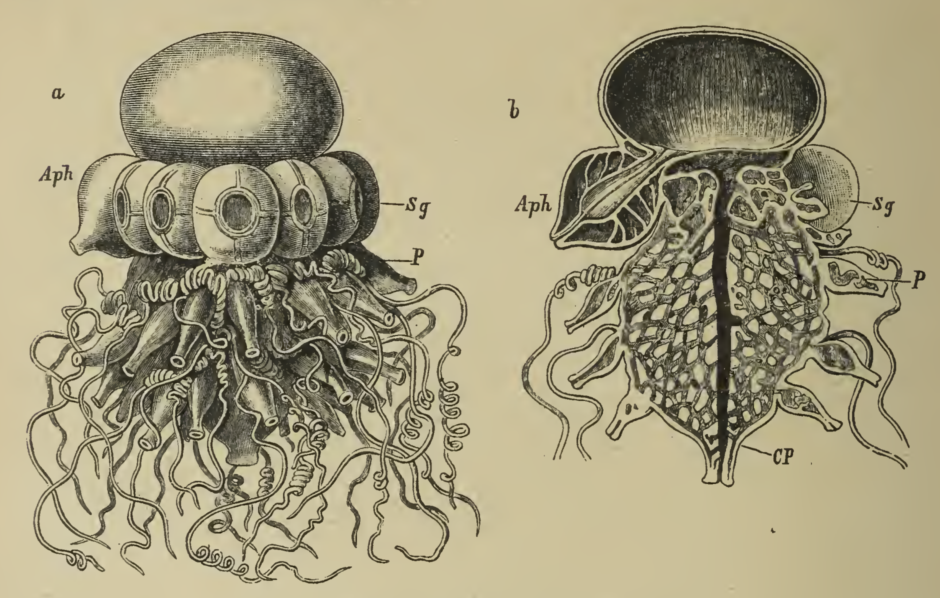


Fig. 312. *Stephalia corona* (nach Haeckel). 7/1

a Seitenansicht, *b* Durchschnitt. *Aph* Aurophor, ausführender Abschnitt des Pneumatophors, *CP* centraler Magenschlauch, *P* Magenschläuche mit ihren Fangfäden, *Sg* Schwimmglocken.

Fam. *Stephaliidae. Stephalia corona* H., Nordatlant. (Fig. 312). Hier schließt sich an *Rhodalia* H.

3. Tribus. *Cystonectae.* Mit großem Pneumatophor, der sich durch einen apicalen Porus öffnet. Deckstücke und Schwimmglocken fehlen. Die Geschlechtsindividuen knospen als medusoide Gemmen an Tastern. Nach Steche besteht Diöcie. Die an den Genitaltastern auftretenden gestielten Medusen sind nicht die weiblichen Genitalindividuen; ihre Bedeutung ist unbekannt.

Fam. *Rhizophysidae.* Stamm langgestreckt, röhrenförmig mit apicalem, mäßig großem Pneumatophor. Die Anhänge in weiten Abständen. *Rhizophysa filiformis* Forsk. Mittelmeer.

Fam. *Physaliidae.* Der verkürzte Stamm durch den großen Pneumatophor zu einer mächtigen Blase ausgedehnt; an dessen Unterseite sitzen in der ventralen Mittellinie große und kleine, mit langen Fangfäden ausgestattete Magenschläuche und Taster sowie die Genitaltrauben. *Physalia caravella* Eschz. (*Caravella maxima* H.). Atlant. Oz. *Ph. utriculus* Eschz. Indisch. u. Still. Oz.

4. Tribus. *Disconectae (Discoidae).* Stamm flach, scheibenförmig, mit einem System kanalartiger Räume. Am oberen Ende desselben der scheibenförmige, aus

konzentrischen, nach außen geöffneten Kammern zusammengesetzte Pneumatophor, von dessen Unterseite tracheenartige Verästelungen in den Stamm abgehen. Auf der Unterseite des Stammes ein zentraler großer Magenschlauch, konzentrisch um denselben kleine Magenschläuche oder Taster, welche die Geschlechtsindividuen tragen. Schwimmglocken und Deckstücke fehlen. Nicht weit vom Scheibenrande tasterähnliche Fangfäden. Die Geschlechtsindividuen werden als kleine Medusen *(Chrysomitra)* frei, die wahrscheinlich in der Tiefsee geschlechtsreif werden.

Fam. *Velellidae.* Scheibe elliptisch mit senkrechtem, schräggestelltem Kamm. *Velella spirans* Eschz., Mittelmeer.

Fam. *Porpitidae.* Scheibe kreisrund, ohne Kamm. *Porpita mediterranea* Eschz., Mittelmeer (Fig. 309 *c*).

II. Klasse. **Scyphozoa (Scyphomedusae, Acalephae).**[1])

Cnidarien mit mesenchymatischer Mittelschichte des Körpers und entodermal gelagerten Genitalprodukten. Selten mit vier Taeniolen versehene Polypen; meist Medusen von bedeutender Größe, mit Randlappen des Schirmes und mit Gastralfilamenten.

Wie bei den Hydrozoen tritt auch bei den Scyphozoen die Polypenform *(Scyphostoma)* in der Regel als Ammengeneration der Meduse auf; sie zeigt innerhalb der Gruppe einen einförmigen Bau, selten Stockbildung, während die Meduse eine bedeutende Größe und sehr mannigfaltige Ausbildung erlangt. Nur in der Gruppe der *Lucernariiden* erscheint die allerdings in mehreren der Meduse eigentümlichen Merkmalen veränderte Scyphopolypenform als der geschlechtsreife Zustand.

---

[1]) Außer Brandt, L. Agassiz, Huxley, Eysenhardt, Ehrenberg, v. Siebold vgl. M. Sars, Ueber die Entwicklung der Medusa aurita und Cyanea capillata. Arch. f. Naturgesch., 1841. H. J. Clark, Lucernariae and their allies. Washington 1878. C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. Denkschr. Akad. Wien, 1877. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Acalephen. Prag 1883. Ueber Charybdea marsupialis. Arbeit. zool. Inst. Wien I. 1879. E. A. Schäfer, Observations of the nervous system of Aurelia aurita. Philos. Transact. Roy. Soc. 1878. A. Goette, Ueber die Entwicklung von Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata, 1887. Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Pelagia noctiluca. Zeitschr. f. wiss. Zool. LV. 1893. E. Haeckel, Monographie der Medusen. Jena 1879—1881. C. Claus, Ueber die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora, sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen. Arbeit. zool. Inst. Wien. IX, X. 1891 u. 1893. R. Hesse, Ueber das Nervensystem und die Sinnesorgane von Rhizostoma Cuvieri. Zeitschr. f. wiss. Zool. LX. 1895. Fr. St. Conant, The Cubomedusae. Mem. Biolog. Labor. Johns Hopkins Univ. IV. Baltimore 1898. W. Hein, Untersuchungen über die Entwicklung von Aurelia aurita. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVII. 1900. N. Kassianow, Studien über das Nervensystem der Lucernariden etc. Ebenda. LXIX. 1901. E. Vanhöffen, Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition. Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp. III. 1903. J. Hadži, Einige Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte von Chrysaora. Arb. zool. Inst. Wien, XVII. 1907. A. G. Mayer, Medusae of the World. Vol. III. Washington 1910. W. Wietrzykowski, Recherches sur le développement des Lucernaires. Arch. Zool. expér. 1912. Außerdem v. Lendenfeld, Hertwig, Kling, Hyde, Maas u. a.

Das *Scyphostoma* (Fig. 313) ist ein sechzehnarmiger Polyp, ausgezeichnet durch den Besitz eines vorspringenden Mundkegels (Proboscis) und von vier als Längswülste vorspringenden Falten *(Taeniolen)*, die von einem Längsmuskel durchsetzt werden. Letzterer geht aus der strangförmigen Verlängerung je einer trichterförmigen Einsenkung *(Septaltrichter)* hervor, die sich von der Mundscheibe (Peristom) aus oberhalb des Taeniolenansatzes bildet. Durch die vier Taeniolen zerfällt der periphere Teil des Gastralraumes des Scyphostoma in vier Kammern *(Gastraltaschen)*, welche axialwärts in den *Zentralmagen* münden; mit ihrer entodermalen Bekleidung hängen die soliden Entodermachsen der Tentakel zusammen. Später entstehen in den Septen infolge Schwund Ostien *(Septalostien)*, durch

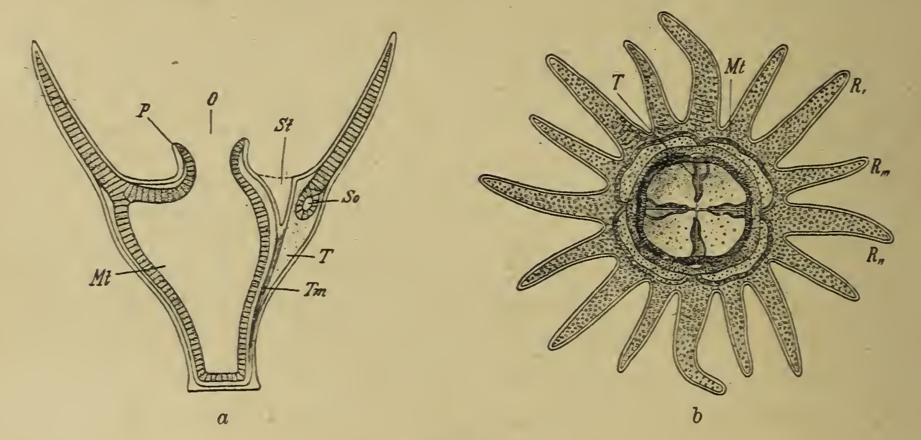


Fig. 313.

a Schematisches Durchschnittsbild eines *Scyphostoma*, links der Radius 1., rechts der Radius 2. Ordnung getroffen (Original). — *b* Scyphostoma von *Aurelia*, Oralansicht (nach Claus). *O* Mund, *P* Proboscis, *Mt* Magentasche, *St* Septaltrichter, *So* Septalstoma, *T* Taeniole, *Tm* Taeniolmuskel, *R,* Radius erster, *R,,* zweiter, *R,,,* dritter Ordnung.

welche die Magentaschen peripheriewärts in einem *Ringsinus* miteinander kommunizieren. Die vier Radien der Gastraltaschen werden als Radien erster Ordnung (Perradien), jene der Taeniolen als Radien zweiter Ordnung (Interradien) bezeichnet. In die Radien erster Ordnung fallen auch die vier Ecken der Proboscis. Von den Tentakeln gehören vier den Radien erster, vier jenen zweiter Ordnung, acht Tentakel dazwischenfallenden Radien dritter Ordnung (Adradien) an (Fig. 313 *b*).

Bei den festsitzenden Scyphozoen, den *Lucernariiden* (Fig. 321), setzen sich am Körper ein Stiel und eine Scheibe scharf ab; bei einer Anzahl von Quallen *(Tesseriden, Peromedusen)* ist an der Medusenscheibe ein dem Stiel entsprechender Scheitelaufsatz vorhanden (Fig. 320).

Die Meduse ist tiefglockenförmig oder von scheibenförmiger Gestalt *(Discomedusae)* (Fig. 316). Die Exumbrella enthält eine reichlich entwickelte Mittelschichte, welche in einer gallertigen Grundsubstanz Zellen und Fibrillen aufweist (Fig. 49). Der Scheibenrand besitzt selten bloß kleine Läppchen, die mit Randtentakeln alternieren; meist sind acht Paare

von Randlappen vorhanden, zu welchen noch intermediäre Lappenbildungen hinzutreten können (Fig. 316, 317). Die Randlappen vereinigen sich bei den *Cubomedusae* zu einem ungeteilten Randsaum *(Velarium).* Ähnlich dem Velum der Hydroidmedusen erscheinen die Randlappen der Acalephen als sekundäre Bildungen des Scheibenrandes. Zwischen den Randlappen finden sich (ausgenommen die *Rhizostomeen*) Tentakel, ferner die auf modifizierte Tentakel zurückzuführenden Sinneskolben, welche sich bei den *Discomedusen* in achtfacher Zahl in den Radien erster und zweiter Ordnung finden, bei den *Peromedusen* und *Cubomedusen* bloß in vierfacher Zahl, bei ersteren in den Radien zweiter, bei letzteren in jenen erster Ordnung auftreten.

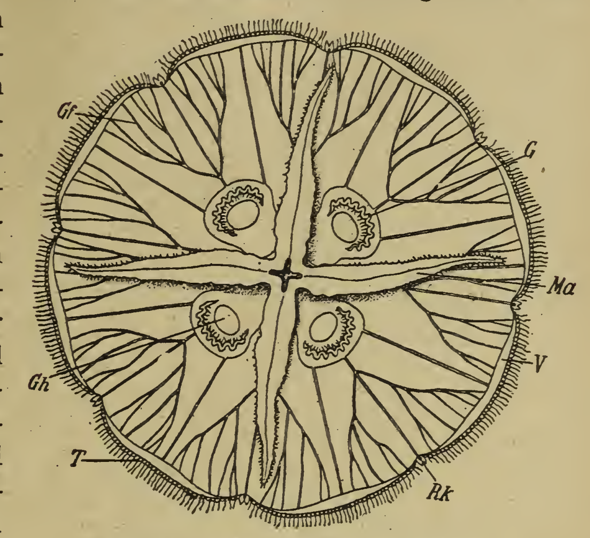


Fig. 314. *Aurelia aurita,* Oralansicht. 1/1

Ma Mundarme, *Gf* Marginalgefäße, *G* Genitalkrause, von den Gastralfilamenten begleitet, *Gh* Subgenitalhöhle, *Rk* Sinneskolben, *V* velumartiger Randsaum, *T* Randtentakel (Original).

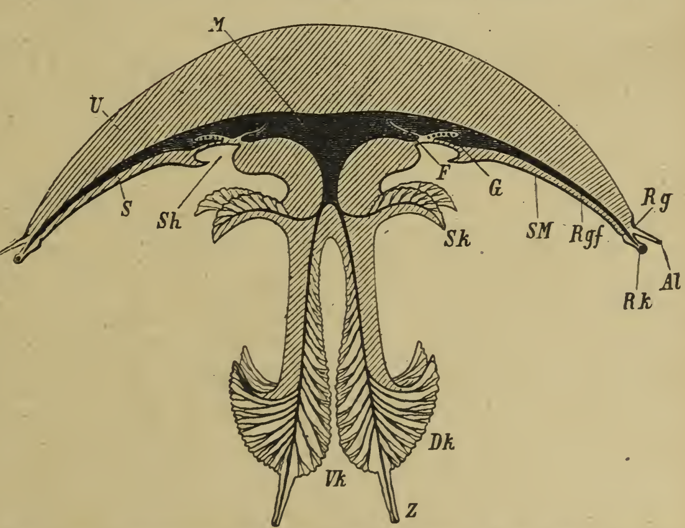


Fig. 315. Schematischer Längsschnitt durch eine Wurzelqualle, *Pilema (Rhizostoma).*

U Umbrella, *S* Subumbrella, *SM* subumbrellare Muskellage, *Sh* Subgenitalhöhle, *G* Genitalorgan, *F* Gastralfilament, *M* Zentralmagen, *Rgf* Marginalgefäße, *Sk* Schulterkrausen, *Dk* Dorsalkrausen, *Vk* Ventralkrausen der acht Mundarme, *Z* Endkolben derselben, *Rk* Sinneskolben, *Rg* Riechgrube, *Al* Decklappen des Sinneskolbens.

Die Subumbrella ist die Trägerin der Muskulatur, welche aus einem mächtigen Ringmuskel sowie auch radiär verlaufenden Muskelzügen besteht. Von der Subumbrella aus entstandene Subgenitalhöhlen sind entweder tief trichterförmig und durchsetzen die Taeniolen *(Lucernariiden, Peromedusae)* oder sind einfache Gruben unterhalb der Genitalorgane *(Discomedusae)* (Fig. 314, 315); sie fehlen den *Cubomedusen* und *Ephyropsiden.*

Von der Subumbrella hängt der vierkantige Mundkegel (Magenrohr) herab; er erscheint bei den *Discomedusen* entsprechend den vier Ecken des Mundkreuzes in lange Mundarme ausgezogen. Bei den *Rhizostomeen* sind letztere geteilt und häufig vielfach verzweigt; hier kommt es auch schon im Jugendleben (Fig. 127) zu einer Verwachsung des zentralen Mundrandes sowie einer stellenweisen Verwachsung der anschließenden, mit zahlreichen Tentakelchen besetzten Armrinnen derart, daß zahlreiche trichterförmige, in Kanäle einführende Mundöffnungen entstehen (Fig. 315).

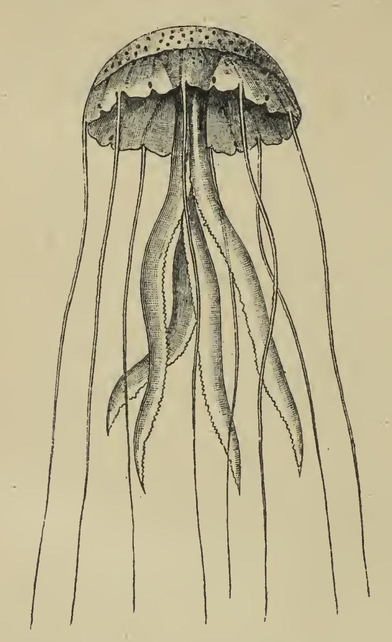


Fig. 316. Junge *Chrysaora* im Pelagiastadium mit acht Tentakeln (nach Claus). $^1/_1$

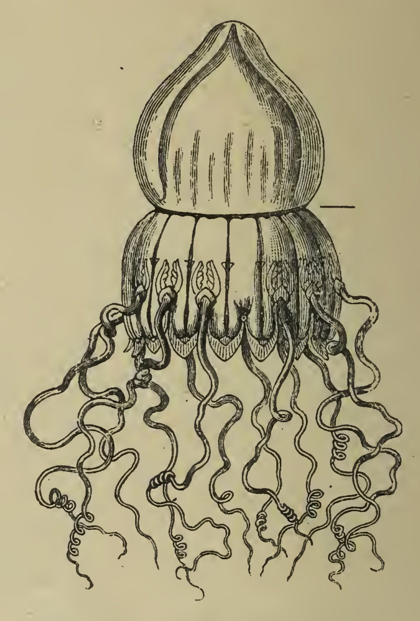


Fig. 317. *Periphylla hyacinthina* (nach Haeckel). $^1/_4$

Rf Ringfurche zwischen Lappenkranz und Schirmkuppel.

Die Gestaltung des Gastrovascularapparates ist von jener des Scyphostoma ableitbar, zeigt aber im einzelnen bedeutende Verschiedenheiten. Der Mund führt hier in den Zentralmagen, der an vier perradialen Stellen mit dem peripheren Abschnitte des Gastralraumes, dem Kranzdarme, kommuniziert. Letzterer besteht aus vier Gastraltaschen, die sich durch Ostien in den sie trennenden Scheidewänden in einem peripheren Ringsinus vereinigen. Bei den *Lucernariiden* bilden die vier Taeniolensepten die Scheide zwischen den Gastraltaschen, die aber durch ein am Rande der Scheibe gelegenes Septalostium mit einander kommunizieren. Bei den *Cubomedusen* sowie *Peromedusen* und *Ephyropsiden* dagegen sind an Stelle der fehlenden oder reduzierten Taeniolensepten neue Verwachsungen der exumbrellaren und subumbrellaren Gastralwand getreten; diese erscheinen entweder in Form kurzer *Septalknoten* (Kathammalknoten) *(Peromedusae,*

Ephyropsidae) oder langer *Septalleisten* (Kathammalleisten) *(Cubomedusae)* (Fig. 322 *b*). Längs der Taeniolen finden sich im Gastralraum wurmförmige bewegliche Filamente, die *Gastralfilamente,* welche den Mesenterialfilamenten der Anthozoen entsprechen und in gleicher Weise durch das Sekret ihrer drüsigen Entodermbekleidung die Verdauung unterstützen (Fig. 320).

Bei den *Discomedusen* ist von den Taeniolen nur der subumbrellare Ansatz mit Gastralfilamenten erhalten (Fig. 315). Während aber bei den *Ephyropsiden* noch ein Septalknoten an diesen Stellen zur Ausbildung kommt, fehlt derselbe bei den *Semaeostomeen* und *Rhizostomeen* vollständig und es sind Zentralmagen und Ringsinus in diesem Falle zu einem einheitlichen Raum vereinigt. Der Ringsinus zeigt jedoch hier, wie auch bei den *Peromedusen, Cubomedusen* und *Ephyropsiden,* im Zusammenhange mit der Ausbildung der Randlappen peripheriewärts eine sekundäre Weiterbildung. Letztere besteht entweder aus sechzehn *Marginaltaschen* (Radialtaschen), welche durch schmale Verwachsungsstreifen (Kathammen) getrennt werden und in der Peripherie durch einen Ringkanal *(Festonkanal)* verbunden sein können; in anderen Fällen sind die Marginaltaschen zu Marginalgefäßen reduziert, welche durch breite Kathammalfelder getrennt sind, in denen durch Auseinanderweichen der beiden Lamellen ein reiches Netzwerk anastomosierender Gefäße sowie ein Ringkanal sekundär zur Ausbildung gelangen *(Aurelia, Rhizostomeae)* (Fig. 314). Bei *Aurelia* finden sich periphere Öffnungen des Gastrovascularsystems an der Einmündung der acht Marginalgefäße dritter Ordnung in den Ringkanal.

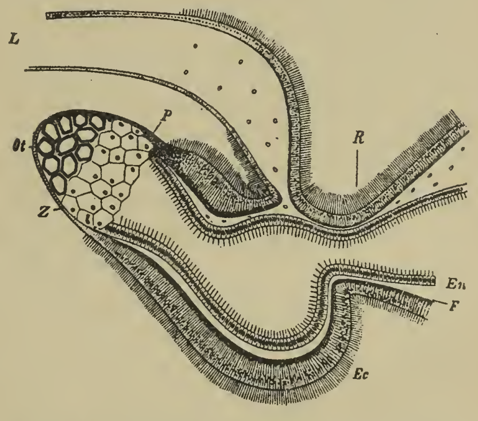


Fig. 318. Durchschnitt durch die Riechgrube, den Sinneskolben und dessen Nervenzentrum von *Aurelia aurita.*

R Riechgrube, *L* Schirmlappen, welcher den Sinneskolben bedeckt, *P* Augenfleck, *Ot* Statolithen des statischen Organes, *Z* Zellen nach Auflösung ihrer Statolithen, *En* Entoderm, *Ec* Ectoderm mit der basalliegenden Schichte von Nervenfibrillen *(F)*. Das untere Auge ist nicht dargestellt.

Die Zentren des Nervensystems der *Lobomedusen* sind im Ectoderm von Stiel und Basis der Sinneskolben enthalten, dessen bewimperte Sinnesnervenzellen eine mächtige Lage subepithelialer Nervenfibrillen liefern (Fig. 83). Dazu kommt ein Nervenplexus in der subumbrellaren Muskulatur, welcher mit den Nervenzentren der Sinneskolben in Verbindung steht und auch die einzelnen Sinneskolben verbindende Nervenfasern enthalten dürfte. Ein Nervenring an der Subumbrellarseite wurde bei den *Charybdeiden* nachgewiesen. Bei den *Lucernariiden* besteht das Nervensystem aus an den Armspitzen zwischen den Tentakeln gelegenen Nervenzentren,

die dem subumbrellaren Ectoderm angehören, sowie aus einem weitverbreiteten Nervenplexus in Ectoderm und Entoderm.

Als Sinnesorgane sind die Sinneskolben sowie bewimperte grubenförmige Vertiefungen an der Exumbrellarseite der Sinneskolbennische (Spür- und Riechgruben) hervorzuheben (Fig. 318). Die Sinneskolben werden von Teilen des Schirmrandes überwachsen und scheinen überall die Funktion eines statischen Apparates und eines Auges zu vereinigen. Der erstere wird durch einen umfangreichen, aus Entodermzellen hervorgegangenen Kristallsack gebildet, während das Auge als eine mehr nach dem Stiel zu exumbrellarwärts gelegene und zugleich auch eine subumbrellarwärts gelegene *(Aurelia)* Pigmenteinlagerung erscheint, die ausnahmsweise *(Nausithoë)* eine lichtbrechende Cuticularlinse aufweist. Die höchste Ausbildung aber erreicht der Sinneskolben bei den *Charybdeiden,* der außer dem terminalen Kristallsack ein kompliziert gebautes, aus vier kleinen paarigen und zwei großen unpaaren Augen zusammengesetztes Sehorgan mit Linse und Glaskörper enthält.

Die vier Geschlechtsorgane der Scyphozoen fallen infolge ihrer bedeutenden Größe und zarten Färbung leicht in die Augen, zumal sie wenigstens bei den *Discomedusen* als krausenförmig gefaltete Bänder in besondere Kavitäten des Schirmes, die Subgenitalhöhlen, hineinragen. Überall gehören diese Bänder (Fig. 314, 315) den Radien zweiter Ordnung an und liegen an der subumbrellaren Magenwand, aus der sie als blattförmige Erhebungen entstanden sind. Die obere Fläche ist vom Gastralepithel, die untere, der Subumbrella zugewendete, vom Keimepithel bekleidet, dessen Elemente mit der weiteren Ausbildung in die Gallerte des Bandes aufgenommen werden. Die reifen Geschlechtsprodukte gelangen durch Dehiscenz der Wandung in den Gastralraum und durch die Mundöffnung nach außen, in manchen Fällen aber durchlaufen die Eier an Ort und Stelle in den Ovarien *(Chrysaora)* oder auch an den Mundarmen *(Aurelia)* die Embryonalentwicklung. Die Trennung der Geschlechter gilt als Regel. Männliche und weibliche Individuen zeigen, von der Färbung der Geschlechtsorgane abgesehen, nur geringfügige Geschlechtsunterschiede, wie z. B. in Form und Länge der Fangarme *(Aurelia). Chrysaora* ist hermaphroditisch.

Die Entwicklung erfolgt bei den *Discomedusen* mittels Generationswechsels, und zwar durch die Ammenzustände des *Scyphostoma,* ausnahmsweise *(Pelagia)* direkt. Aus dem befruchteten Ei geht nach Ablauf der totalen Furchung eine bewimperte *Planula* hervor, die sich mit dem Apikalpole festsetzt, während in der Umgebung des von neuem durchbrechenden Mundes die Tentakeln hervorsprossen (Fig. 226). Um die sich erhebende Proboscis wachsen zuerst in den Radien des Mundkreuzes (Radien erster Ordnung) vier Tentakel hervor, dann alternierend das dritte und vierte Paar, in deren Ebenen (Radien zweiter Ordnung) sich bald vier Längswülste der Gastralhöhle, die Taeniolen, bemerkbar machen. Das achtarmige *Scyphostoma* treibt alsbald, und zwar alternierend mit den

vorhandenen Tentakeln, acht neue Tentakel, deren Lage die Radien dritter Ordnung bezeichnen (Fig. 227 *a*). Die Scyphostomen vermehren sich erstens durch Knospung, wobei wieder Scyphostomen erzeugt werden, die sich loslösen; nur das (in Spongien lebende, als *Spongicola* F. E. Sch., *Stephanoscyphus* Allm. beschriebene) Scyphostoma von *Nausithoë* bildet dauernd ein von chitiniger Cuticula bekleidetes, verästeltes Stöckchen. Die zweite Form der Fortpflanzung, die *Strobilisierung,* beruht auf Querteilung der oberen Körperhälfte in eine Anzahl von Segmenten und gestaltet das Scyphostoma zur *Strobila* (Fig. 227 *b* u. 228). Die Lostrennung der Abschnitte schreitet kontinuierlich von dem oberen Ende nach der Basis der Strobila vor, so daß zuerst nach Rückbildung seiner Tentakel das Endsegment, dann das zweite Segment und so fort zur Selbständigkeit gelangen. Acht langgestreckte Schirmlappenpaare, jedes mit einem Sinneskolben in der Ausbuchtung beider Lappen, wachsen hervor und bilden den charakteristischen Schirmrand der jungen sich ablösenden Scheibenquallenlarve, der *Ephyra* (Fig. 319), die erst ganz allmählich die Form- und Organisationseigentümlichkeiten der geschlechtsreifen Form zur Ausbildung bringt.

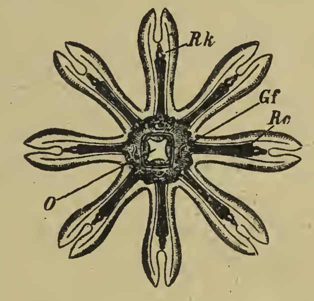


Fig. 319. Ephyra von *Aurelia aurita*. Oralansicht. ca. 24/1
Rk Sinneskolben, *Gf* Gastralfilament, *Rc* Marginaltaschen, *O* Mund (nach Claus).

Die *Lucernariiden* entwickeln sich mittels Metamorphose, indem eine langgestreckte unbewimperte Planula mit einreihigem Entodermzellstrang ausschlüpft. Nach einiger Zeit des Umherkriechens setzt sich die Planula fest und gestaltet sich zylindrisch. Die weitere Entwicklung stimmt mit der des Scyphostoma überein. Über die Ontogonie der *Peromedusen* und *Cubomedusen* ist näheres nicht bekannt.

Die Scyphozoen sind Bewohner des Meeres und ernähren sich von tierischen Stoffen. Viele Quallen sind durch dichte Anhäufungen von Nesselkapseln an der Oberfläche der Scheibe, Mundarme und Fangfäden imstande, empfindlich zu brennen. Manche, wie z. B. *Pelagia,* besitzen die Fähigkeit zu leuchten.

Trotz der Zartheit und leichten Zerstörbarkeit der Gewebe sind von einzelnen großen Scheibenquallen fossile Reste als Abdrücke (im lithographischen Schiefer von Solnhofen) erhalten *(Rhizostomites).*

1. Ordnung. **Stauromedusae (Calycozoa), Becherquallen.**

Becherförmige Scyphozoen, entweder mit einem Stiele festsitzend oder freischwimmend und mit Scheitelaufsatz, mit vier weiten, durch schmale Taeniolensepten oder Septalknoten getrennten Gastraltaschen; ohne Randlappen und Sinneskolben.

Die *Stauromedusen* stehen dem Scyphostoma in Körperform und Bau nahe, erscheinen jedoch in mehreren der Medusenform eigentümlichen Merkmalen verändert.

Fam. *Tesseridae.* Mit welligem Schirmrand, mit einfachen Tentakeln in den Radien erster und zweiter Ordnung. Ringmuskel des Schirmes ungeteilt. *Tessera princeps* H. Antarktisch (Fig. 320), mit nur acht Tentakeln. *Tesserantha connectens* H.

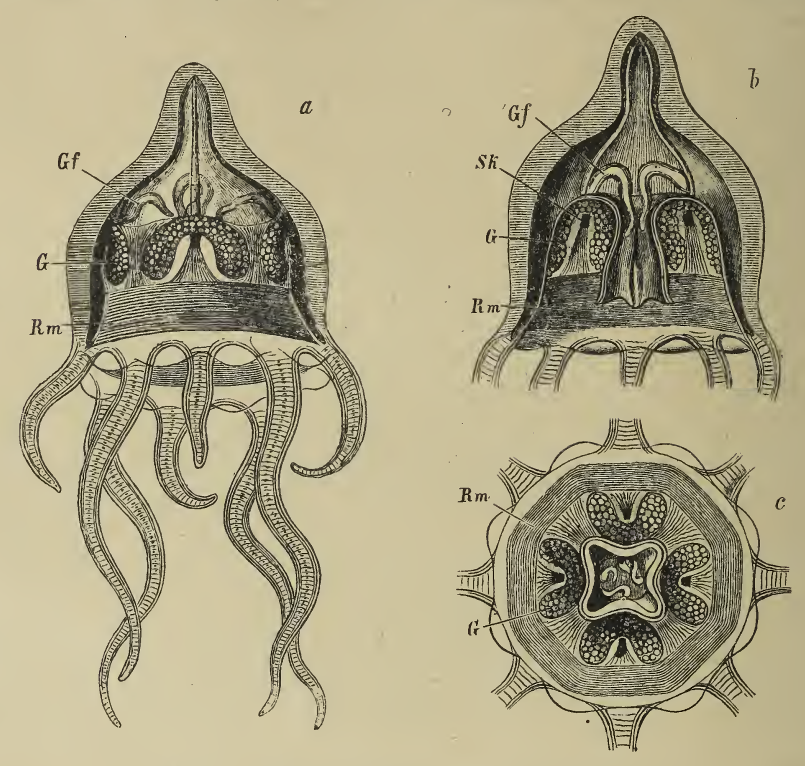


Fig. 320. *Tessera princeps* (nach Haeckel). ca. $^8/_1$

a von außen gesehen. — *b* Längsschnitt im Radius erster Ordnung. — *c* Ansicht von der Subumbrellarfläche. *Gf* Gastralfilamente, *G* Geschlechtsorgane, *Rm* Ringmuskel, *Sk* Septalknoten.

Still. Oz. Beide freischwimmend, mit Scheitelaufsatz. *Depastrum cyathiforme* Sars, Nordsee, mittels Stieles festsitzend.

Fam. *Lucernariidae.* Schirmrand in acht adradiale Arme verlängert, welche ein Büschel geknöpfter Tentakel tragen. Die Tentakel erster und zweiter Ordnung zu Haftpapillen (Randankern) umgewandelt oder fehlend. Ringmuskel in acht Gruppen geteilt (Fig. 321). Festsitzend. Zeichnen sich durch hohes Regenerationsvermögen aus. *Lucernaria campanulata* Lmx. Europ. Küsten, ohne Randanker, *Haliclystus octoradiatus* Lm. Nordsee, mit Randankern, beide ohne Genitaltaschen. *Craterolophus tethys* J. Clark, ohne Randanker, mit Genitaltaschen. Helgoland.

2. Ordnung. **Lobomedusae, Lappenquallen.**

Freischwimmende Scyphozoen mit Randlappen und mit Sinneskolben.

1. Unterordnung. *Peromedusae,* Taschenquallen. Schirm hoch glockenförmig mit einer Ringfurche, welche den Lappenkranz von der Schirm-

kuppel abgrenzt, mit vier Sinneskolben in den Radien zweiter Ordnung, mit vier Septalknoten und tiefen Subgenitalhöhlen.

Fam. *Periphyllidae.* Mit sechzehn Randlappen und zwölf Tentakeln. *Periphylla hyacinthina* Steenstr. Tiefsee. Atlant. u. Ind. Oz. (Fig. 317). *Peripalma corona* H. Mittelmeer.

Fam. *Pericolpidae.* Mit acht Randlappen und vier Tentakeln. *Pericolpa quadrigata* H. Antarktisch.

2. Unterordnung. *Cubomedusae,* Würfelquallen. Schirm vierseitig, beutelförmig, Lappenkranz zu einem Velarium verwachsen, mit vier Sinneskolben in den Radien erster Ordnung. Magentaschen durch Septalleisten geschieden. Subgenitalhöhlen fehlen. Die acht blattförmigen Genitalorgane längs der Septalleisten befestigt (Fig. 322).

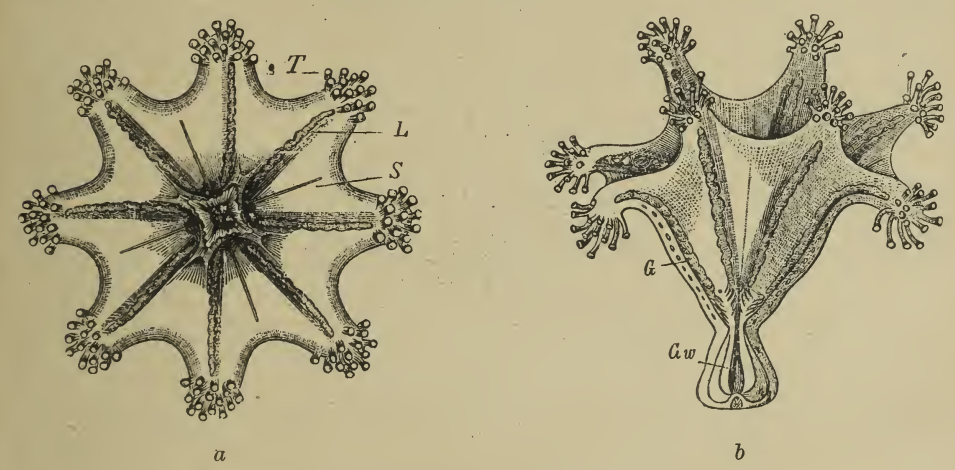


Fig. 321. Becherqualle *(Lucernaria).* 6/1

a von der Oralseite betrachtet. *S* Septen zwischen den vier Gastraltaschen, *L* Längsmuskelstreifen und Genitalband, *T* Tentakeln. — *b* Seitenansicht. *G* Genitalorgane, *Gw* Gastralwulst im Stiel, an der Basis die Fußdrüse.

Fam. *Charybdeidae.* Mit vier einfachen Tentakeln in den Radien zweiter Ordnung. *Charybdea marsupialis* Pér. Lsr. Mittelmeer (Fig. 322).

Fam. *Chirodropidae.* Mit vier interradialen Tentakelbündeln. *Chirodropus palmatus* H. Südatlantisch.

3. Unterordnung. *Discomedusae,* Scheibenquallen. Schirm scheibenförmig (Fig. 316) mit acht Sinneskolben, meist mit flachen Subgenitalhöhlen. Entwicklung mittels Generationswechsels, bei *Pelagia* direkt.

1. Tribus. *Cannostomeae.* Scheibe klein, ephyraähnlich, mit kurzen, soliden Tentakeln. Mundrohr ohne Mundarme. Vier Septalknoten vorhanden. Subgenitalhöhlen fehlen.

Fam. *Ephyropsidae. Nausithoë punctata* Köll. Mittelmeer.

2. Tribus. *Semaeostomeae.* Mundrohr in vier lange Mundarme ausgezogen.

Fam. *Pelagiidae.* Mit breiten Marginaltaschen, ohne Ringkanal. *Pelagia noctiluca* Pér. Lsr. Mit acht Tentakeln. *Chrysaora mediterranea* Pér. Lsr. (*hysoscella* Ag.). Mit 24 Tentakeln, hermaphroditisch, Mittelmeer.

Fam. *Cyaneidae.* Mit breiten Marginaltaschen, ohne Ringkanal. Die Tentakel zahlreich und bündelweise vereinigt an der unteren Fläche des Schirmes. *Cyanea capillata* Eschz. Nord- u. Ostsee.

Fam. *Ulmaridae.* Schirm flach, Marginalgefäße schmal, alle oder zum Teil verästelt, mit Ringkanal. *Umbrosa (Discomedusa) lobata* Cls. Tentakel lang, Subgenitalhöhlen fehlen. Adria. *Ulmaris prototypus* H. Südatlant. Ozean. Hier fügt sich an *Aurelia aurita* L. Ohrenqualle. Zwischen den Sinneskolbenlappen velumartige Randsäume, auf deren exumbrellarer Seite eine Reihe zahlreicher kurzer Tentakel. Europ. Meere (Fig. 314). *A. flavidula* Pér. Lsr. Atlant. Küste Nordamerika.

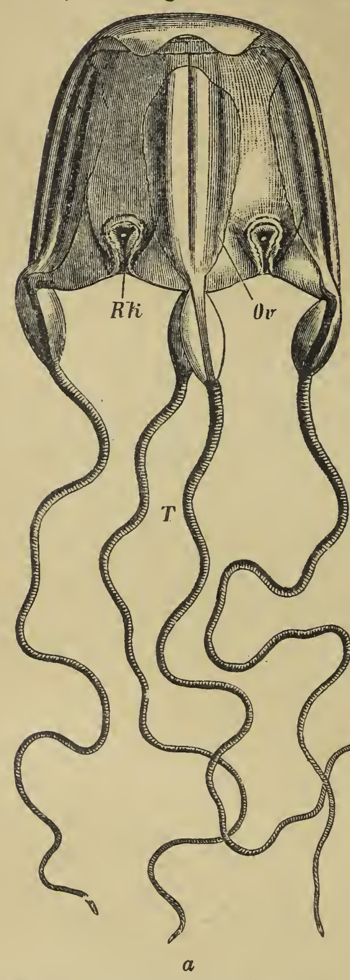


Fig. 322. *Charybdea marsupialis.* $^1/_1$ *T* Tentakel, *RK* Sinneskolben, *Ov* Ovarien.

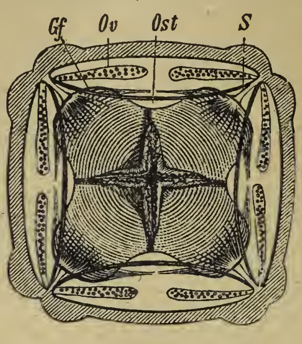


Fig. 322. *b.* Apicale Hälfte der quer durchschnittenen *Charybdea*, von der subumbrellaren Seite betrachtet. Man sieht die vier Mundarme. *Ov* Ovarien an den vier Septen *(S)*. *Ost* Ostien der Gastraltaschen, *Gf* Gastralfilamente.

3. Tribus. *Rhizostomeae,* Wurzelquallen. Ohne zentrale Mundöffnung, mit zahlreichen, durch stellenweise Verwachsung der Armrinnen entstandenen Öffnungen an den acht Mundarmen. Tentakel fehlen.

Fam. *Archirhizidae.* Von geringer Größe, mit acht unverzweigten Mundarmen. *Archirhiza primordialis* H. Bass-Straße.

Fam. *Versuridae.* Die vier Subgenitalhöhlen unterhalb der Scheibe zu einem einzigen Subgenitalraum vereinigt. *Cotylorhiza tuberculata* L. (*Cassiopea borbonica* Chiaje). Mittelmeer. Mit acht gabelteiligen Mundarmen, an letzteren kurz- und langgestielte Saugkolben.

Fam. *Pilemidae.* Die Arme tragen an ihrer Basis Nebenkrausen (Scapuletten) und enden mit einem kolbenförmigen Anhang. *Pilema pulmo* L. (*Rhizostoma cuvieri* Eysenhardt). Mittelmeer. (Fig. 315).

III. Klasse. **Anthozoa.**[1])

Polypenförmige Cnidarien mit ectodermalem Schlundrohr, mit durch Scheidewände (Septen) gekammertem Darmraum. An den Septen entoder-

---

[1]) Außer Rapp, Ehrenberg vgl. Ch. Darwin, The Structure and Distribution of Coralreefs. London 1842. J. D. Dana, United States Expl. Expedition, Zoopyhtes. Philadelphia 1846. H. Milne-Edwards et J. Haime, Histoire naturelle des Coralliaires. 3 vols. Paris 1857—1860. P. Gosse, Actinologia britannica. London 1860. H. de Lacaze-Duthiers, Histoire naturelle du Corail. Paris 1864. Développement des Coralliaires. Arch. Zool. expér. I, II. 1872—1873. A. Kölliker, Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. 1872. H. N. Moseley, The Structure and Relations of the Alcyonarian Heliopora. Philos. Transact. Roy. Soc.

male Muskulatur, die Mesenterialfilamente sowie die Geschlechtsorgane. Mittelschichte mesenchymatisch. Häufig mit cuticularen oder mesodermalen Skeletbildungen. Solitär oder stockbildend.

Die Anthozoenpolypen unterscheiden sich von den Hydroid- und Scyphopolypen durch ihre bedeutendere Größe und kompliziertere Ausbildung des Gastrovascularraumes.



Fig. 323. *Heliactis venusta (Sagartia nivea)* (nach Gosse). 1/1

Der Körper ist ein Hohlzylinder, an dem man eine Seitenwand, eine obere Mund- und basale Fußscheibe unterscheidet (Fig. 323). Letztere fehlt den grabenden Formen, bei welchen der Leib basalwärts abgerundet endet *(Cerianthus, Edwardsia, Ilyanthus* u. a.). Die Mundscheibe trägt am Rande hohle, in einer oder mehreren Reihen angeordnete Tentakel, zu welchen bei *Cerianthus* noch ein Kranz von Mundtentakeln hinzukommt. Bei manchen Actinien treten dicht unterhalb des Tentakelkranzes an der Körperwand kleine sog. Randsäckchen (Nesselbatterien) auf. Inmitten der Mundscheibe liegt die spaltenförmige Mundöffnung. Von derselben geht das Schlundrohr aus, welches mit einer (ventralen) oder zwei, einer dorsalen und ventralen bewimperten Schlundrinne (Siphono-

---

1876. O. u. R. Hertwig, Die Actinien anatomisch-histologisch etc. untersucht. Jen. Zeitschr. 1879. R. Hertwig, Die Actinien der Challenger-Expedition. Jena 1882. A. v. Heider, Die Gattung Cladocora. Sitzgsber. Akad. Wien. 1881. A. Kowalevsky et A. F. Marion, Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires Ann. Mus. Hist. nat. Marseille 1883. E. B. Wilson, The development of Renilla. Phil. Transact. Bd. 174, 1884. A. Andres, Le Attinie. Fauna u. Flora Neapel. IX. 1884. Erdmann, Ueber einige neue Zoantheen etc. Jen. Zeitschr. XIX. 1886. G. v. Koch, Die Gorgoniden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Neapel. XV. 1887. H. Jungersen, Über Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula phosphorea. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVII. 1888. G. Brook, Zool. Report on the Antipatharia. Challenger Rep. XXXII. 1889. J. P. Mc. Murrich, Contributions on the morphology of the Actinozoa. Journ. of Morph. IV, V. 1890—1891. L. Faurot, Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies. Arch. Zool. expér. 1895. G. v. Koch, Das Skelet der Steinkorallen. Festschrift f. Gegenbaur. 1896. Ed. van Beneden, Die Anthozoen der Plankton-Expedition. 1898. A. Appellöff, Studien über Actinienentwicklung. Bergens Mus. Aarb. 1900. L. Döderlein, Die Korallengattung Fungia. Abh. Senckenb. Ges. 1902. J. E. Duerden, West Indian Madreporarian Polyps. Mem. Nation. Acad. Washington. VIII. 1902. W. Kükenthal, Versuch einer Revision der Alcyonarien. Zool. Jahrb. XV, XIX, XXI. 1902—1907. Alcyonacea. Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp. XIII. 1906. G. Brook u. H. Bernard, Catalogue of the Madreporarian Corals in the British Museum. I—VI. London 1893—1906. E. v. Marenzeller, Riffkorallen. Zool. Ergebn. Pola-Exp. Denkschr. Akad. Wien. LXXX. 1907. N. Kassianow, Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria. Zeitschr. f. wiss. Zool. XC. 1908. A. Niedermeyer, Studien über den Bau von Pteroides griseum. Arb. zool. Inst. Wien. XIX. 1911. F. Pax, Die Actinien. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. IV. 1914. Vgl. ferner die Schriften von Boveri, Klunzinger, Semper, Goette, Bourne, Studer, Carlgren, Havet, Verril, Vaughan, Iwanzoff, Will.

glyphe) versehen ist; seltener fehlen Schlundrinnen (z. B. *Gonactinia*). Das Schlundrohr (Fig. 324) mündet mit seiner inneren verschließbaren Öffnung (Schlundpforte) in den Gastralraum, der in einen zentralen Teil und periphere taschenförmige Kammern (Magentaschen, Gastralfächer) zerfällt; letztere führen in die Hohlräume der Tentakel. Die *Septen* (Mesenterialscheidewände, Sarkosepten), welche die Taschenräume voneinander scheiden, sind senkrechte, von der Seitenwand, der Fuß- und Mundscheibe entspringende radiale Falten des Darmes mit mesenchymatischer Stützlamelle. Zentral stehen sie entweder mit dem Schlundrohr in Verbindung oder enden in ganzer Länge frei; erstere werden als vollkommene, letztere als unvollkommene Septen bezeichnet. Die Anzahl und Anordnung der Septen ist verschieden und für die einzelnen Gruppen charakteristisch. Die vollkommenen Septen sind an ihrer oralen Insertionsstelle von einer Öffnung *(Septalstoma)* durchbohrt; zu diesen inneren Septalstomata können noch äußere, in der Nähe der Seitenwand gelegene Septalstomata hinzukommen.

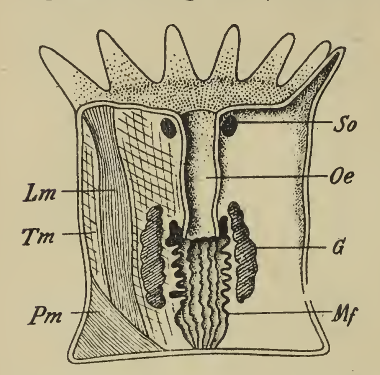


Fig. 324. *Hexactinie* im Längsschnitt (schematisch, Original); links ist ein Septum, rechts eine Darmtasche getroffen.

Oe Schlundrohr (Oesophagus), *G* Genitalorgan, *Mf* Mesenterialfilament, *So* inneres Septalstoma, *Lm* Längs-, *Tm* Transversal-, *Pm* Parietalmuskel des Septums. Die Punktierung an der Mundscheibe sowie den Tentakeln und dem Mundrohr zeigt die diffuse Verbreitung des Nervensystems im Ectoderm.

Der Gastralraum kann außer durch den Mund noch an anderen Stellen mit der Außenwelt in Kommunikation stehen, so an den Spitzen der Tentakel (viele Actinien), bei *Sagartia, Adamsia* durch die sog. Cinclides, Öffnungen am unteren Dritteil der Seitenwand, endlich bei *Cerianthus* durch Poren an der Innenfläche der Randtentakel sowie einen Porus am Hinterende.

Der freie Rand der Septen wird von einem stellenweise vielfach gewundenen Wulst *(Mesenterialfilament)* eingenommen, der reich an Drüsen- und Nesselkapselzellen ist und im oralen Teile von seitlichen Flimmerstreifen begleitet wird. Die Mesenterialfilamente haben sekretorische Bedeutung. Weitere Bildungen des Septums sind die *Acontien* mancher Actinien *(Sagartia, Adamsia)*, an der Septenbasis entspringende, reich mit Nesselkapseln ausgestattete Fäden, die als Verteidigungswaffen durch die Cinclides hervorgeschnellt und wieder zurückgezogen werden können.

Die Septen sind meist Träger einer kräftigen Muskulatur und es lassen sich zwei Muskelsysteme, ein transversales und longitudinales, unterscheiden, welche den beiden verschiedenen Seiten des Septums angehören. Die longitudinalen Muskeln ziehen von der Fußscheibe zur Mundscheibe und bilden ein starkes Faserbündel, welches im Querschnitt als sog. *Muskelfahne* erscheint (Fig. 329). Die transversalen Muskeln beginnen an der Seitenwand und ziehen zum Schlund und zur Fußscheibe. Bei den *Cerian-*

thiden und *Antipathiden* ist die Septalmuskulatur sehr schwach; dagegen erscheint die ectodermale Muskulatur der Körperwand kräftig ausgebildet, während sie den meisten *Zoanthactiniaria* vollständig fehlt.

An den Septen liegen endlich die Geschlechtsorgane, welche bandförmige Wülste bilden. In der Regel sind die Geschlechter getrennt; hermaphroditisch sind *Cerianthus, Zoanthus.*

Das Nervensystem der Anthozoen ist ein diffuses und am mächtigsten im Ectoderm der Mundscheibe entwickelt (Fig. 324); es besteht aus Sinnesnervenzellen und in der Tiefe gelegenen Ganglienzellen, deren Fasern unter dem Epithel eine Nervenfaserschichte bilden (Fig. 63). Die Nervenschichte findet sich, wenn auch schwächer entwickelt, im Entoderm. Besondere Sinnesorgane fehlen.

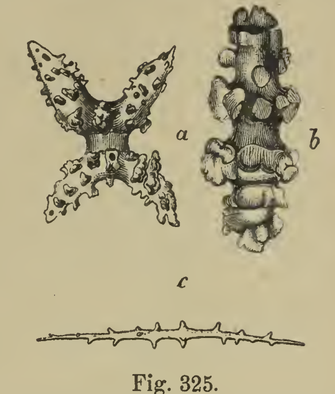


Fig. 325.
Kalkkörper (Skleriten) von *Octactiniarien, a* von *Plexaurella, b* von *Gorgonia* (nach Kölliker), *c* von *Alcyonium* (Original).

Zwischen dem Ectoderm, an welchem häufig bewimperte Epithel-, dann Sinnesnervenzellen und zuweilen eine Muskelfaserschichte zu unterscheiden ist, und dem ähnlich zusammengesetzten Entoderm liegt eine mesenchymatische Zwischenlage (Mesogloea) von verschiedener Dicke und Beschaffenheit. Aus der entodermalen Ringmuskulatur der Körperwand differenziert sich häufig ein Sphinkter, der die Körperwand über der eingestülpten Mundscheibe zusammenschnürt. Die Mesogloea erscheint als festes, von spindel- und sternförmigen Zellen durchsetztes, gallertiges oder fibrilläres Bindegewebe.

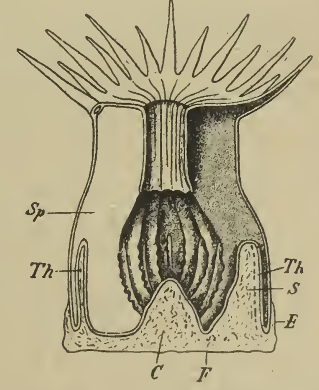


Fig. 326. Längsschnitt durch einen *Madreporarier* (schematisch), um das Verhältnis des Skelets zum Weichkörper zu zeigen.
Links ist ein Septum *(Sp)*, rechts ein Taschenraum getroffen. *F* Fußplatte, *Th* Mauerblatt (Theca), *S* Skleroseptum, *C* Columella, *E* Epithek (Original).

Mit Ausnahme der meisten *Actiniaria* und aller *Cerianthiden* trifft man bei den Anthozoen harte Skeletbildungen an. Dieselben entstehen bei den *Octactiniaria* in Zellen des Mesenchyms und bestehen aus in der Regel knorrigen, zuweilen rot gefärbten Kalkkörpern *(Skleriten)* (Fig. 325), die entweder unverbunden bleiben oder durch Kalkmasse verkittet sein können (Rumpfwandskelet von *Tubipora*). Viel verbreiteter sind cuticulare ectodermale Skeletbildungen, wie die basalen Membranen mancher Actiniarier (z. B. *Adamsia palliata, Minyas),* das hornige Hüllskelet von *Cornularia,* die hornige, zuweilen verkalkte und durch Aufnahme von eingewanderten Skleriten verstärkte *(Corallium)* Skeletachse der *Gorgoniiden* und *Antipathiden,* sowie das steinharte Kalk-

skelet der *Madreporarien.* Diese Skeletbildungen gehen von der Fußscheibe des Polypen aus und wachsen häufig in den Polypenkörper hinein, die Wand desselben vor sich herstülpend, so daß sie wie innere Skeletbildungen erscheinen (Fig. 326). Das Skelet (Polyparium) der *Madreporarien* zeigt die Architektur des Weichkörpers mit dem wesentlichen Unterschiede, daß die harten Septen (*Sklerosepten,* Sternleisten) nicht den weichen Septen, sondern der Mitte der Taschenräume entsprechen. An ihm unterscheidet man eine basale Fußplatte, von der die Sklerosepten ausstrahlen; letztere sind innerhalb der Leibeswand des Polypen durch ein dieser parallel laufendes hartes Mauerblatt *(Theca)* verbunden. Zuweilen erhebt sich in der Achse eine säulenförmige Kalkmasse *(Columella)* sowie als Abscheidung außen an der Leibeswand des Polypen die *Epithek (Exotheca).* Als *Pali* werden rings um die Columella auftretende, von den Sklerosepten abgetrennte Kalkstäbchen bezeichnet. Es können ferner zwischen den Seitenflächen der Septen Bälkchen *(Synapticulae)* oder Querplättchen *(Dissepimenta),* endlich quer den ganzen Polypen durchziehende Skeletlamellen, Böden *(Tabulae),* auftreten. Die peripherischen Abschnitte der Septen springen an der Außenfläche des Mauerblattes als Rippen *(Costae)* vor.

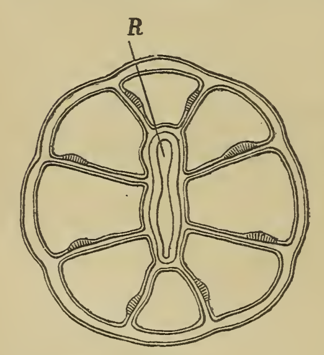


Fig. 327. Querschnitt durch eine Octactinie *(Alcyonium)* (nach Hertwig).
R Schlundrinne (Siphonoglyphe).

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung ist die ungeschlechtliche durch Sprossung und Teilung von großer Bedeutung. Die Teilung ist in der Regel Längs-, seltener Querteilung *(Gonactinia, Flabellum, Fungia),* in welchem letzteren Falle eine strobilaähnliche Form zustande kommt (Fig. 216) und wahrscheinlich Generationswechsel besteht. In der Regel bleiben die so erzeugten Individuen zu Stöcken miteinander verbunden, die nicht bloß nach den abweichenden Formen des Polypenleibes, sondern auch nach der Verschiedenartigkeit der Sprossung oder unvollkommenen Teilung bedeutende Formverschiedenheiten zeigen. Gewöhnlich sind die Individuen eines Stockes durch eine gemeinsame, von zahlreichen Ernährungskanälen durchsetzte Zwischenmasse *(Coenenchym)* verbunden und kommunizieren mehr oder minder unmittelbar mit ihren Gastralräumen; doch sind in vielen Fällen die Einzelindividuen mit ihrer Körperwand verwachsen und ein besonderes Coenenchym fehlt. Demgemäß unterscheidet man zahlreiche Modifikationen verästelter Stöcke, z. B. der *Acroporiden* und *Oculiniden,* ferner lamellöse und massige Stöcke, wie sie die *Astraeen* und *Maeandren* bieten. Die Individuen eines Stockes sind untereinander gleich; nur bei einigen Octactiniarien *(Pennatuliden,* einigen *Alcyoniiden, Corallium)* findet sich ein Dimorphismus, indem außer den normalen Polypen sog. Siphonozooide vorkommen, die sich durch Kleinheit des Körpers, Mangel der Tentakel, meist

den Besitz von nur zwei Mesenterialfilamenten und durch Sterilität auszeichnen; auch sind die *Pennatuliden* diöcisch.

Die Eier durchlaufen die Embryonalentwicklung meist im mütterlichen Körper und es werden erst die Larven durch den Mund ausgeworfen. Die Furchung ist im allgemeinen äqual (zuweilen superficial) und führt

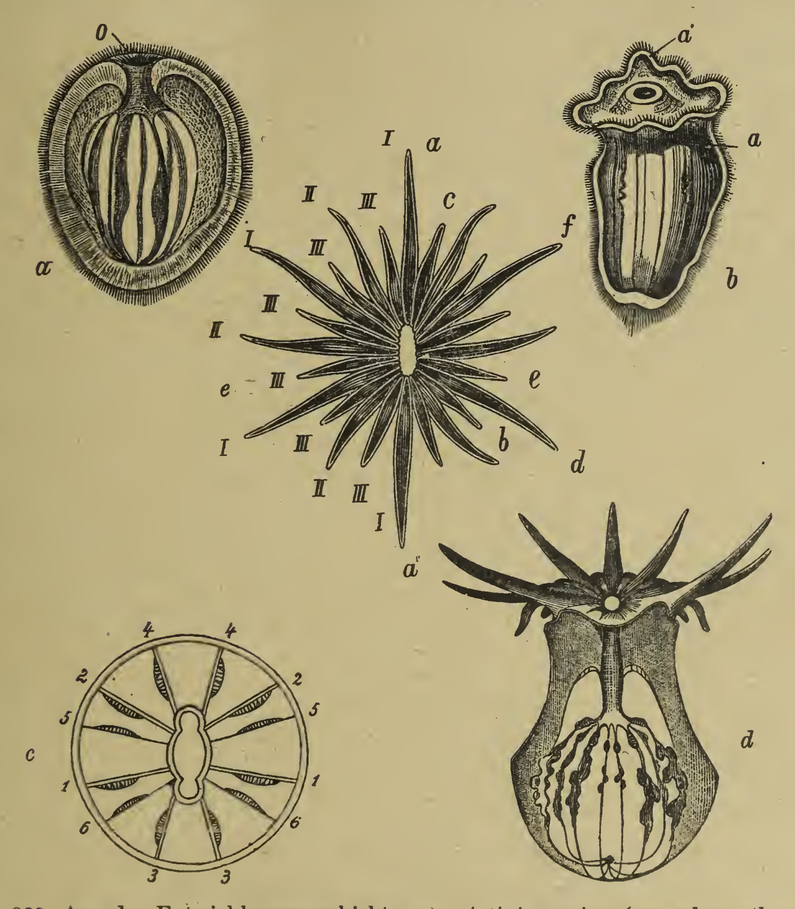


Fig. 328. Aus der Entwicklungsgeschichte von *Actinia equina (mesembryanthemum).*

a Larve mit acht Scheidewänden und zwei Mensenterialfilamenten. *O* Mund — *b*. etwas weiter vorgeschrittene Larve mit den Anlagen von acht Fangarmen. *a'* der Tentakel über dem primären größeren Fache. — *c* Diagramm, die entwicklungsgeschichtliche Reihenfolge der ersten sechs Septenpaare zeigend. — *d* Junge Actinie mit 24 alternierend egalisierten Armen im Längsschnitt. — . Mundscheibe derselben, von der Fläche gesehen. Links die Fangarme mit *I—III* in Cyklen der Größe, nach rechts mit *a—f* jene der ersten sechs Taschenpaare bezeichnet (*a*, *b*, *d*, *e* nach Lacaze-Duthiers, *c* nach Bourne, etwas abgeändert).

entweder zu einer Coeloblastula, an der das Entoderm durch Invagination entsteht, oder es bildet sich durch frühzeitige Einwanderung von Furchungskugeln nach innen ein solider, als Morula bezeichneter Entwicklungszustand aus; im letzteren Falle entsteht das Gastrocoel durch sekundäre Aushöhlung. Die freischwimmenden bewimperten Larven (auch als *Planula* bezeichnet), deren aboraler Pol zuweilen einen Schopf längerer Wimpern

trägt, setzen sich mit dem aboralen Pole fest und bilden nach, zuweilen schon vor der Festsetzung das ectodermale Schlundrohr, die Septen sowie die Tentakel aus (Fig. 328 *b*). Bei den *Octactinien* entstehen alle acht Septen zu gleicher Zeit und in bilateraler Anordnung um das sagittal gestreckte Mundrohr; ihre Muskelfahnen sind alle nach derselben (ventralen) Seite gerichtet, welche durch die Schlundwimperrinne (Siphonoglyphe) bezeichnet wird. Zwischen Ecto- und Entoderm kommt eine hyaline Gallerte zur Ausscheidung, in die vom Ectoderm aus Zellen einwandern (Fig. 327).

Bei den *Hexactiniarien*, deren Fangarme und Mesenterien sich auf ein Multiplum der 6-Zahl zurückführen lassen, glaubte man früher mit M. Edwards und Haime, daß zuerst 6 primäre, dann zwischen den-

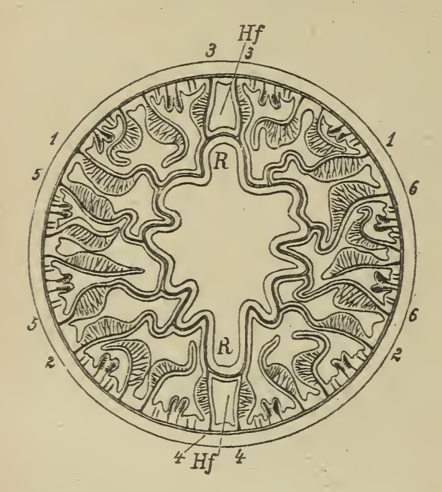


Fig. 329. Querschnitt durch eine *Adamsia (Aiptasia) diaphana* (nach Hertwig).
Hf die Fächer der Hauptebene (Richtungsfächer), *R* Schlundrinnen, *1—6* die ersten sechs Septenpaare, nach der Reihenfolge ihrer Entstehung bezeichnet

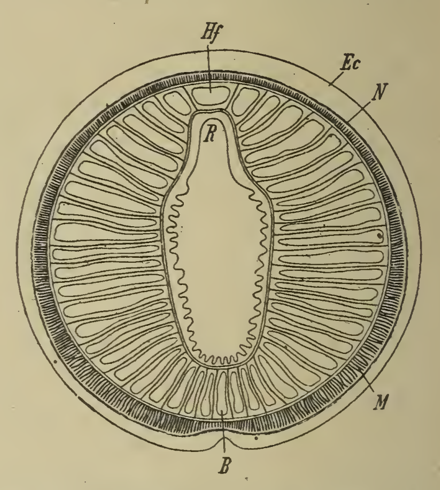


Fig. 330. Querschnitt durch *Cerianthus solitarius* (nach Hertwig).
Hf das von den Richtungssepten eingeschlossene Richtungsfach. *R* Schlundrinne, *B* das Zwischenfach, *Ec* Ectoderm, *N* Nervenschichte, *M* Muskelfaserschichte desselben.

selben 6 sekundäre Septen, hierauf 12 dritter, 24 vierter Ordnung etc. auftreten, daß also die Septen gleicher Größe je einem zu gleicher Zeit gebildeten Zyklus angehören. Indessen lieferte zuerst Lacaze-Duthiers den Nachweis, daß ein ganz anderes Wachstumsgesetz die Zunahme der Septen und Fangarme bestimmt, daß anfangs eine durchaus symmetrische Gestaltung zugrunde liegt, aus der erst später durch Egalisierung der alternierenden ungleichalterigen Elemente die regulär radiäre Architektonik hervorgeht. Die Mundspalte bezeichnet wie bei den Octactinien die Hauptebene (Sagittalebene), zu deren Seiten sich die Septensysteme spiegelbildlich gleich verhalten. Falls die beiden Hauptentakel einander gleich und zwei Schlundrinnen vorhanden sind, trennt auch die senkrecht zur Hauptebene gezogene Transversalebene den Leib in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften (Fig. 329) und die Anordnung ist eine *disymmetrische (Actinien, Madreporarien)* im Gegensatze zu der *einfachen*

Symmetrie der *Octactiniarien, Cerianthiden, Antipathiden, Zoanthiden* und der *Tetracorallien.*

Bei den *Hexactiniarien* eilen zwei einander gegenüberstehende Septen in der Entwicklung voran, durch welche die Gastralhöhle in zwei ungleich große Taschenräume geteilt wird. Bald erhebt sich in dem größeren Taschenraume ein neues Faltenpaar, welchem in den vom ersten Septenpaar begrenzten Taschenraume ein drittes, in dem gegenüberliegenden ein viertes Septenpaar folgt. Es tritt nun eine gewisse Ruhepause in der Entwicklung ein. Dieses Stadium entspricht nach Zahl der Septen und Anordnung der Muskelfahnen den ausgewachsenen *Edwardsien* und wird als Edwardsiastadium bezeichnet. Nachher werden die an das zuerst entstandene Faltenpaar angrenzenden Taschenräume durch je ein Septum geschieden (Fig. 328 *c*). Dagegen wird bei *Adamsia (Aiptasia)* das fünfte und sechste Septenpaar in den zur Medianebene seitlichen Taschen zwischen den Septen 1 und 2 angelegt (Fig. 331). Die zwölf Septen ordnen sich zu sechs Paaren an und umschließen ein sog. *Binnenfach;* zu diesen gehören auch die Fächer der Medianebene, deren Begrenzungssepten *(Richtungssepten)* sich an die Schlundrinnen inserieren und die Muskelfahnen an den abgewendeten Seiten tragen, während bei den übrigen Septen die Muskelfahnen einander zugewandt in das Binnenfach sehen. Das zwischen zwei Binnenfächern gelegene Fach wird als *Zwischenfach* bezeichnet. In der Folge entstehen alle weiteren Septen in Zyklen, dem radiären Typus folgend, und paarweise mit einander zugekehrten Muskelfahnen in den Zwischenfächern, während die Binnenfächer stets steril bleiben (Fig. 329). Schon vor der Anlage des fünften und sechsten Septenpaares beginnt die Hervorsprossung der Tentakel, und zwar entstehen zuerst acht Tentakel, von denen der eine über dem größeren der beiden zuerst gebildeten Taschenräume den nachfolgenden an Größe voraus eilen soll (Fig. 328 *b*) (Lacaze-Duthiers), dann treten vier weitere Tentakel hinzu. Nachdem sämtliche zwölf Fangarme gebildet



Fig. 331. Querschnitt durch eine junge *Adamsia (Aiptasia) diaphana* (nach Hertwig, etwas abgeändert).

Septum *5* und *6* in Entwicklung begriffen, *R* Schlundrinnen.

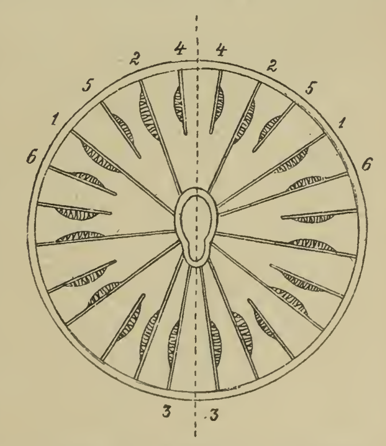


Fig. 332. Schematischer Querschnitt durch einen *Zoanthiden*, links der Micro-, rechts der Macrotypus (nach Bourne, in der Darstellung verändert).

1—6 die ersten 6 Septenpaare.

sind, egalisieren sich dieselben alternierend, so daß sechs größere Fangarme, zu denen die unpaaren Tentakel der Medianebene gehören, mit ebensoviel kleineren wechseln und zwei Kreise von sechs Armen erster und ebensoviel Armen zweiter Ordnung vorhanden sind. Die Größe der zwölf darauffolgend gebildeten, paarweise entstehenden, anfangs kurzen Tentakel regelt sich später in der Weise, daß die an die Tentakeln der zweiten Ordnung angrenzenden sechs Fangarme die ersteren bald überragen und nun an Stelle jener scheinbar den zweiten Zyklus repräsentieren (Fig. 328 *e*). Das gleiche Gesetz des Wachstums mit nachfolgender Egalisierung und Substitution wiederholt sich nun im Verlaufe der weiteren Entwicklungsvorgänge. Die Mesenterialfilamente, wenigstens jene der ersten Septenpaare, bei den *Octactiniarien* die beiden dorsalen, sind ectodermalen Ursprungs und entstehen als Ausläufer vom Schlundrohre aus.

In der Anordnung und Weiterentwicklung der Septen bestehen mannigfache Verschiedenheiten. Doch sind unter den Anthozoen noch zwei von dem besprochenen Typus sehr abweichende Typen rücksichtlich der Ausbildung und Neuentstehung der Septen zu unterscheiden, jene der *Zoanthiden* und der *Cerianthiden*. Bei den *Zoanthiden* (Fig. 332) sind die Septen bilateralsymmetrisch und in Paaren angeordnet; jedes Paar besteht aus einem unvollkommenen (Mikroseptum) und einem vollkommenen Septum (Makroseptum). Eine Ausnahme bilden die Richtungsseptenpaare, von denen das der Schlundrinne entsprechende aus Makrosepten, das gegenüberliegende aus Mikrosepten besteht. Die Muskelfahnen sind an allen Septenpaaren einander zugekehrt, bloß bei den Richtungssepten an den abgewendeten Seiten gelegen. Die primären Septenpaare, welche wahrscheinlich in der Reihenfolge wie bei den Actinien entstehen, erscheinen gegen das aus Mikrosepten gebildete Richtungsseptenpaar gedrängt und ihr Makroseptum letzterem zugekehrt. Die später auftretenden Septenpaare, deren Makroseptum umgekehrt dem makroseptalen Richtungsseptenpaar zu gelegen ist, entstehen paarweise nur in den zwei nächst dem makroseptalen Richtungsseptenpaar gelegenen Fächern, die sonach die beiden einzigen Zwischenfächer sind. Außer diesem sog. Mikrotypus unterscheidet man bei den Zoanthiden einen Makrotypus, dadurch charakterisiert, daß noch das vierte Septum vom mikroseptalen Richtungsseptenpaar aus ein Makroseptum ist. Viel mehr weichen die *Cerianthiden* (Fig. 330) ab. Alle Septen sind hier vollkommen und nicht in Paaren, sondern in einfacher Reihe symmetrisch angeordnet. Die Septalmuskulatur ist sehr schwach ausgebildet und bildet keine Muskelfahne. Nur das dem Richtungsfach gegenüberliegende Fach verhält sich als Zwischenfach, in welchem die neuen Septen paarweise in der Reihenfolge gegen das Richtungsfach hin entstehen.

Die *Anthozoen* sind durchaus Bewohner des Meeres und leben vorzugsweise in den wärmeren Zonen, wenngleich einzelne Typen der fleischigen Octactinien und auch Hexactinien über alle Breiten sich erstrecken. Die Polypen, welche Bänke und Riffe bauen, beschränken sich auf einen

etwa vom 30. Grad nördlicher und südlicher Breite begrenzten Gürtel und reichen nur hie und da über denselben hinaus; meist leben sie in der Nähe der Küsten und erzeugen hier im Laufe der Zeit durch Ablagerungen ihrer steinharten Kalkgerüste Felsmassen von kolossaler Ausdehnung, welche als *Korallenriffe (Atolle, Saumriffe, Wallriffe)* der Schiffahrt gefahrbringend sind und zur Grundlage von Inseln werden können.

Die Anthozoen haben wesentlichen Anteil an den Veränderungen der Erdoberfläche genommen. Wie gegenwärtig, so waren sie auch in noch größerem Umfange in früheren geologischen Epochen tätig, von denen namentlich die Korallenbildungen der paläozoischen Zeit und der jurassischen Formation eine sehr bedeutende Mächtigkeit besitzen.

In der nachstehenden Übersicht ist teilweise der von Ed. van Beneden gegebenen Gruppierung gefolgt.



Fig. 333. *Pennatula rubra* (nach Kölliker). $^{3}/_{8}$
P Polypen, S Siphonozooide.

1. Ordnung. **Rugosa (Tetracorallia).**

Paläozoische Anthozoen mit zahlreichen, in vier Systemen gruppierten, symmetrisch oder radiär angeordneten Septen.

Sie stehen wahrscheinlich den Zoanthactiniaria näher.

2. Ordnung. **Octactiniaria (Alcyonaria).**

Meist stockbildende Anthozoen mit acht gefiederten Tentakeln und acht Septen, deren Muskelfahnen gegen die Schlundrinne zu gerichtet sind. Als Skeletbildungen treten fast überall Skleriten auf.

Fam. *Cornulariidae.* Festsitzende Stöcke, deren Einzeltiere nur durch basale Stolonen verbunden sind. Polypen relativ groß. *Cornularia cornucopiae* Pall. Mit hornigem ectodermalen Hüllskelet. Skleriten fehlen. Mittelmeer. *Anthelia (Cornularia) crassa* M. E. Mittelmeer. *Sympodium coeruleum* Ehrbg. Rot. Meer.

Fam. *Alcyoniidae.* Festsitzende Stöcke ohne Achsenskelet, mit reich entwickeltem weichen, lederartigen Coenenchym, mit nur spärlichen Kalkeinlagerungen der Mittelschichte. Zuweilen mit Siphonozooiden. *Alcyonium palmatum* Pall. Mittelmeer. *A. digitatum* L. Nordsee, Stock baumartig ramifiziert. *Erythropodium (Sympodium) coralloides* Pall. Kolonie rasenförmig. Mittelmeer. *Sarcophytum* Less. Kolonie hutpilzförmig. Mit Siphonozooiden.

Fam. *Pennatulidae.* Feder-, keulen- oder nierenförmige Stöcke, die mit einem basalen Stiele lose im Sande stecken, meist mit hornigem oder verkalktem Achsen-

skelet. Meist sind Siphonozooide vorhanden. Diöcisch. Viele besitzen Leuchtvermögen. *Pennatula phosphorea* L., *P. rubra* Ellis, Seefeder, Stock federförmig (Fig. 333). *Pteroides griseum* Bohadsch, Mittelmeer. *Veretillum cynomorium* Pall. Stock walzenförmig. Mittelmeer. *Renilla reniformis* Pall. Stock nierenförmig, ohne Achse. Ostküste Amerikas.

Fam. *Gorgoniidae.* Rindenkorallen. Festsitzende, baumförmig verästelte Stöcke mit hornigem oder kalkigem Achsenskelet und mit von Kalkkörpern durchsetzter Rinde, in welcher die Polypen sitzen. *Eunicella (Gorgonia) verrucosa* Pall. Mittelmeer. Mit hornigem Achsenskelet. *Gorgonia (Rhipidigorgia) flabellum* L. Venusfächer. Stock fächerförmig. Westindien. *Plexaura antipathes* L. Schwarze Koralle. Ind. Oz. und Rot. Meer, zu Schmuckgegenständen verwendet. *Isis hippuris* L., mit abwechselnd aus hornigen und kalkigen Gliedern zusammengesetzter Achse. Ind. Oz. *Isidella elongata* Esp. Mittelmeer. *Corallium rubrum* Lm. Edelkoralle, rote Koralle (Fig. 224). Achsenskelet kalkig, aus durch Kalksubstanz verkitteten Skleriten bestehend. Siphonozooide vorhanden. Mittelmeer, namentlich an den Küsten von Tunis, Algier, Sizilien. Das Achsenskelet wird zu Schmuckgegenständen verarbeitet.

Fam. *Tubiporidae.* Orgelkorallen. Festsitzende Stöcke, deren Polypen in parallelen, durch Querplatten verbundenen roten Röhren, welche aus den verkitteten Kalkkörpern bestehen, sitzen. *Tubipora hemprichi* Ehrbg. Ind. Oz. u. Rot. Meer.

Fam. *Helioporidae.* Festsitzende Stöcke mit kompaktem ectodermalen Kalkskelet nach Art der Madreporarien. Die Polypen in röhrigen Zellen, die durch reiches, aus feinen Röhren zusammengesetztes Coenenchym verbunden sind und wie letztere von Querböden (Tabulae) durchsetzt werden. Die Kelche mit nach innen vorspringenden Längsleisten (Pseudosepten). Fossil in Kreide und Tertiär. Nur eine lebende Art: *Heliopora coerulea* Grimm, Ind. Oz.

3. Ordnung. **Ceriantipatharia.**

Solitäre oder stockbildende Anthozoen mit bilateraler Anordnung der muskelarmen Septen, mit kräftiger ectodermaler Muskulatur des Mauerblattes.

1. Unterordnung. *Antipatharia.* Stöcke mit horniger Achse und weicher, die Polypen enthaltender Rinde. Polypen mit sechs Tentakeln, mit sechs bis zwölf Septen, von denen nur zwei große transversale die Genitalorgane tragen.

Fam. *Antipathidae. Antipathes larix* Esp., *Leiopathes glaberrima* Esp. Mittelmeer.

2. Unterordnung. *Ceriantharia.* Solitäre skeletlose Anthozoen mit abgerundetem Körperende, außer Randtentakeln noch Mundtentakel vorhanden. Septen in großer Zahl; nur ein Zwischenfach (Fig. 330).

Fam. *Cerianthidae.* Mit Porus am hinteren Körperende. Zwitterig. Leben im Sand, lose umhüllt von einer aus Schleim mit Nesselkapseln und Fremdpartikeln gebildeten Hülse. *Cerianthus membranaceus* Spall., *C. solitarius* Rapp, Mittelmeer. *C. lloydi* Gosse, Nordsee.

4. Ordnung. **Zoanthactiniaria.**

Solitäre oder stockbildende Anthozoen mit bilateraler oder zweifach symmetrischer Anordnung der in Paaren gruppierten Septen, deren Längsmuskulatur einen Wulst (Muskelfahne) bildet.

1. Unterordnung. *Zoanthiniaria.* Meist Stöcke von Polypen, deren symmetrisch angeordnete Septenpaare mit Ausnahme der Richtungssepten-

paare in der Regel aus einem sterilen Mikro- und einem Genitalorgane tragenden Makroseptum bestehen. Mit nur zwei, neue Septenpaare produzierenden Zwischenfächern (Fig. 332). Die mesenchymatische Mittelschichte von ectodermalen Kanälen durchzogen. Harte Skelete fehlen, doch ist das Ectoderm, oft auch die Mesenchymschichte, durch aufgenommene Fremdkörper inkrustiert.

Fam. *Zoanthidae*. *Zoanthus sociatus* Ellis. Hermaphroditisch. Antillen. *Palythoa arenacea* Chiaje. Mittelmeer u. nordeurop. Meere. *Epizoanthus incrustatus* D.K. Nordsee.

2. Unterordnung. *Hexactiniaria*. Solitäre oder stockbildende sechsstrahlige Anthozoen, deren Septen meist in zweifach symmetrischer Weise angeordnet sind, mit Zyklen von neue Septenpaare produzierenden Zwischenfächern (Fig. 329). Skeletlos oder mit basalen harten Skeletbildungen.

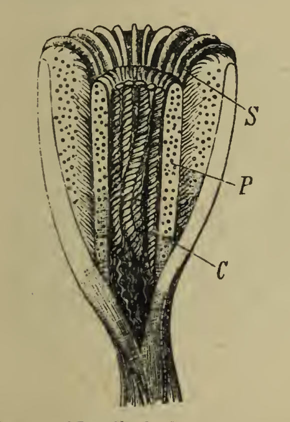


Fig. 334. Vertikalschnitt durch das Polypar von *Caryophyllia cyathus* (nach Milne Edwards). 1/1
S Septen, *P* Pali, *C* Columella.



Fig. 335. Ast von *Madrepora (Amphihelia) oculata* (Original). 1/1



Fig. 336. Ast von *Acropora (Madrepora) eurystoma* (nach Klunzinger). 1/1

1. Tribus. *Actiniaria*, Seeanemonen. Solitäre Formen, in der Regel ohne Skelet. Die häufige basale Haftscheibe befähigt auch zur Ortsveränderung. Oft von bedeutender Größe und lebhafter Färbung.

Fam. *Gonactiniidae*. Ectoderm der Körperwand mit Längsmuskelschichte. Basales Körperende abgeplattet. Schlundrinnen fehlen. Mit nur wenigen vollständigen Septen. *Gonactinia prolifera* Sars. Mit 16 Tentakeln und 16 Septen. Pflanzt sich in der Jugend durch Querteilung fort. Norwegen (Fig. 216).

Fam. *Edwardsiidae*. Im Sande lebende Formen ohne Fußscheibe, mit abgerundetem Körperende, mit nur 8 vollkommenen Septen in bilateraler Anordnung. *Edwardsia claparedei* Panc. Mittelmeer.

Fam. *Ilyanthidae*. Im Sande lebende Formen ohne Fußscheibe, mit 24 vollkommenen Septen. *Ilyanthus parthenopeus* Andr. Hier schließt sich an *Halcampa chrysanthellum* Peach, Mittelmeer.

Fam. *Actiniidae*. Mit kräftiger Fußscheibe, Sphinkter der Körperwand meist schwach, selten fehlend. *Actinia equina* L. (*mesembryanthemum* Ell. et Sol.), *Anemonia sulcata* Penn. (*Anthea cereus* Ellis). Europ. Meere.

Fam. *Cribrinidae*. Fußscheibe und Sphinkter kräftig. Körperwand in der Regel mit Saugwarzen oder blasenförmigen Anhängen. *Cribrina (Bunodes) gemmacea* Ellis, *Urticina (Tealia) crassicornis* Müll.. Europ. Meere.

Fam. *Sagartiidae.* Mit Fußscheibe. Acontien stets, Cinclides meist vorhanden. *Sagartia troglodytes* Johnst., *Heliactis (Sagartia) bellis* Ellis, *H. venusta* Gosse (Fig. 323), *Aiptasia diaphana* Rapp, *Metridium (Actinoloba) dianthus* Ellis, *Adamsia palliata* Bohadsch. Europ. Meere.

Fam. *Minyadidae.* Schwimmende Formen, deren Fußscheibe zu einem pneumatischen Apparat mit chitinartiger Innenmasse eingestülpt ist. *Minyas coerulea* Less. Wärmere Meere.

2. Tribus. *Madreporaria.* Seltener solitär, meist stockbildend, mit hartem Kalkskelet von strahlig-faserigem, kristallinischem Gefüge.

a) Perforata. Mit porösem Kalkskelet.

Fam. *Poritidae.* Massive Stöcke, Einzelpolypare durch die ganze Mauer verbunden. *Porites solida* Forsk. Rot. Meer.

Fam. *Acroporidae.* Meist ästige Stöcke, Einzelpolypare durch reichliches Coenenchym verbunden. *Acropora muricata* L. (*Madrepora prolifera* Lm.). Westindien. *A. corymbosa* Lm. *A. eurystoma* Klzgr. Rot. Meer (Fig. 336).

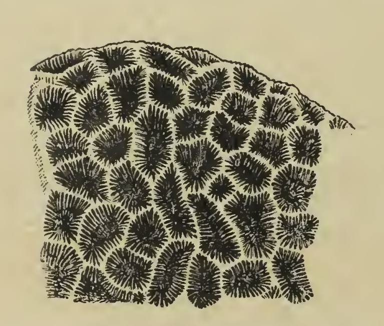


Fig. 337. *Goniastraea pectinata* (nach Klunzinger). 1/1

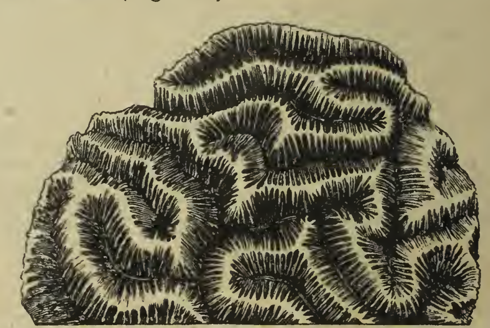


Fig. 338. *Maeandra lamellina (Coeloria arabica)* (nach Klunzinger). 1/1

Fam. *Eupsammiidae.* Einzelpolypen oder Stöcke. *Balanophyllia italica* Mich., solitär. *Astroides calycularis* Pall. Stock massiv. *Dendrophyllia ramea* L. Stock verästelt. Mittelmeer.

b) Aporosa. Mit dichtem Kalkskelet.

Fam. *Turbinoliidae.* Solitäre, meist festsitzende Formen. *Caryophyllia cyathus* Ell. Sol. Mittelmeer (Fig. 334). *Flabellum pavoninum* Less. Ind. Oz. *Blastotrochus nutrix* E. H. Philippinen.

Fam. *Astraeidae,* Sternkorallen. Meist massige Polypenstöcke, mit ganz oder teilweise verwachsenen Mauerblättern der Einzelkelche, ohne Coenenchym. *Orbicella annularis* Ell. Sol. Westindien. *Goniastraea pectinata* Ehrbg. (Fig. 337). Rot. Meer. Polypare mit der ganzen Mauer verschmolzen. *Favia savignyi* E. H. Rot. Meer. *Maeandra* Lm. Einzelkelche zu langen Reihen vereinigt. *M. labyrinthiformis* L. Westindien. *M, lamellina* Ehrbg. (*Coeloria arabica* Klzgr.) (Fig. 338). Rot. Meer. *Cladocora cespitosa* L. Stock verästelt, strauchförmig. Polypare frei. Mittelmeer. *Mussa corymbosa* Forsk. Rot. Meer.

Fam. *Fungiidae.* Pilzkorallen. Meist große und flache Einzeltiere, zuweilen Stöcke; Mauerblatt unvollkommen oder fehlend. Septen sehr zahlreich, stark entwickelt und gezähnt, durch Synapticulae verbunden. *Fungia fungites* L. Ind. Oz. Solitär, scheibenförmig, in der Jugend festsitzend, später frei. *Pavonia* Lm. (*Lophoseris* E. H.), stockbildend. Indopazif. Oz.

Fam. *Oculinidae:* Augenkorallen. Meist baumförmige Stöcke mit reichlichem Coenenchym. Skelet kompakt. *Oculina diffusa* Lm. Westindien. *Madrepora (Amphihelia) oculata* L., weiße Koralle, Mittelmeer (Fig. 335).

IV. Phylum. Ctenophora, Rippenquallen.[1])

Freischwimmende disymmetrische Coelenteraten von sphäroidischer, selten bandförmig gestreckter Gestalt, mit acht Meridianreihen von Flimmerplatten (Rippen) und apicalem Sinnesapparat, mit ectodermalem Schlundrohr und gastralen Gefäßkanälen, mit reich differenzierter mesenchymatischer Mittelschichte, in der Regel mit zwei in Taschen zurückziehbaren Fangfäden. Hermaphroditen.

Die Rippenquallen, deren Körperform sich auf ein Sphäroid zurückführen läßt, sind freischwimmende Coelenteraten von gallertiger Konsistenz (Fig. 340). In der Hauptachse des Körpers liegt der Mund und ihm entgegengesetzt am apicalen Pole ein Sinnesapparat mit dem Zentralorgan des Nervensystems. Durch die Hauptachse lassen sich zwei zueinander senkrechte Ebenen, die Sagittalebene und Transversalebene (der Median- und Lateralebene der bilateralsymmetrischen Tiere analog) ziehen; beide Ebenen zerlegen den Körper in kongruente Hälften und es erweist sich der Bau demnach als disymmetrisch. Die sich kreuzenden Schnittflächen beider Ebenen zerfällen den Körper in vier paarweise nach der Diagonale kongruente Quadranten (Fig. 339). In die Transversalebene fallen fast alle nur in zweifacher Zahl auftretenden Körperteile, wie die beiden Fangfäden, die Stammgefäße der acht Rippengefäße und die Magengefäße.

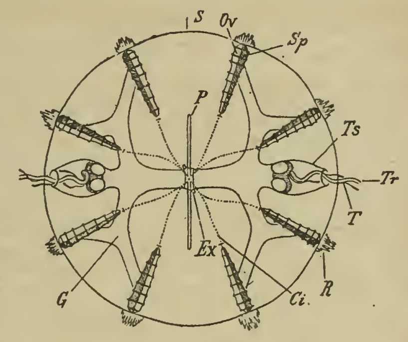


Fig. 339. *Cydippide* vom Sinnespol gesehen (schematisch (nach Chun). *S* Sagittal-, *Tr* Transversalebene, *R* Rippen *Ci* Flimmerstreifen, *T* Fangfaden, *Ts* Tasche desselben, *G* Gastrovascularsystem, *Ex* Excretionsporus, *P* Polfelder. *Ov* Ovarial-, *Sp* Spermalhälften der Rippengefäße. ca. $^2/_1$

---

[1]) C. Gegenbaur, Studien über Organisation und Systematik der Ctenophoren. Arch. f. Naturgesch. 1856. L. Agassiz, Contributions to the Nat. History of the United States of America. Vol. III. Boston 1860. A. Kowalevski, Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mém. Acad. St. Petersburg 1866. H. Fol, Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. Inauguraldissertation. Jena 1869. A. Agassiz, Embryology of the Ctenophorae. Cambridge 1874. C. Chun, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Leipzig 1880. R. Hertwig, Über den Bau der Ctenophoren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1880. E. Metschnikoff, Über die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLII. 1885. A. Korotneff, Ctenoplana Kowalewskii. Ebenda XLIII. 1886. P. Samassa, Zur Histologie der Ctenophoren. Arch. mikr. Anat. XL. 1892. A. Willey, On Ctenoplana. Quart. Journ. micr. sc. XXXIX. 1896. A. Garbe, Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIX. 1901. K. C. Schneider, Histologische Mitteilungen. 1. Die Urgenitalzellen der Ctenophoren. Ebenda LXXVI. 1904. J. Fr. Abbott, The Morphology of Coeloplana. Zool. Jahrb. XXIV. 1907. Th. Mortensen, Ctenophora. The Danish Ingolf-Exp. V. 1912.

Den Bewegungsapparat des Körpers bilden acht Meridianreihen von Wimperplatten (Rippen) (Fig. 40 *g*), die derart angeordnet sind, daß jedem Quadranten des Körpers ein Paar von Plattenreihen (eine subsagittale und eine subtransversale Reihe) zugehören. Diese vier Plattenreihenpaare setzen sich als zarte Flimmerstreifen bis an den Apicalpol in die dort be-

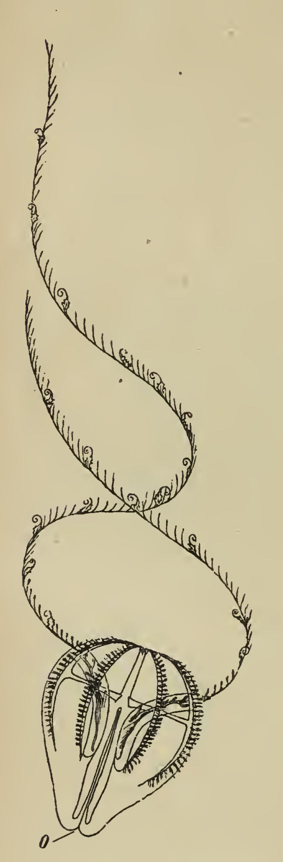


Fig. 340. *Hormiphora plumosa* (nach Chun). 1/1
O Mund.

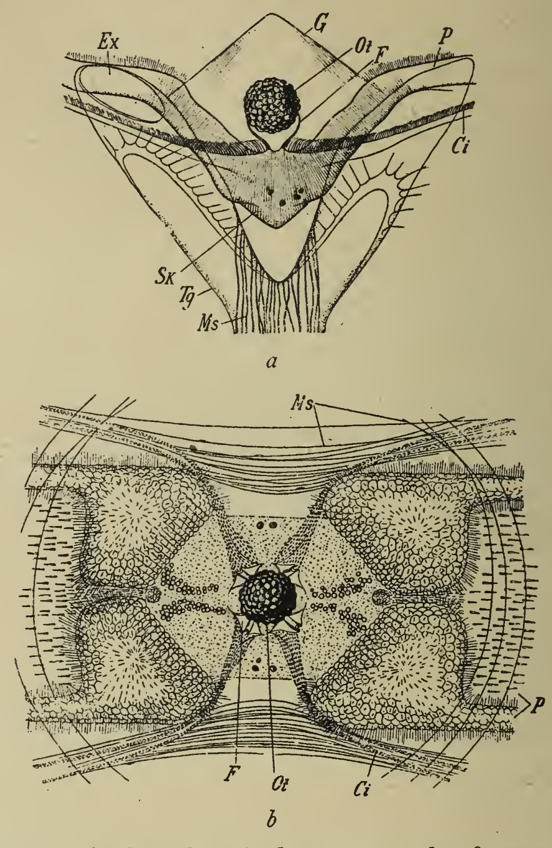


Fig. 341. Sinnesgrube mit den angrenzenden Organen.
a von *Cestus veneris* in seitlicher Ansicht, *b* von *Eucharis multicornis* in der Aufsicht (nach Chun). *Sk* Sinnesgrube, *Ot* Statolithenhaufen, *F* die federartigen Sinnesplatten, *Ci* Flimmerstreifen, *P* Polfeld, *G* Glocke, *Tg* Trichtergefäß, *Ex* Excretionssporus, *Ms* Muskeln.

findliche Sinnesgrube fort und vereinigen sich vor Übergang in dieselbe zu vier Flimmerstreifen, welche sich an die vier federartigen Sinnesplatten des statischen Organes anschließen.

Die von hohen bewimperten Ectodermzellen ausgekleidete Grube am Apicalpole (Fig. 341) ist als Zentralorgan des Nervensystems anzusehen. Sie steht mit zwei Sinnesorganen in Verbindung. Direkt über der Grube befindet sich ein statisches Sinnesorgan, bestehend aus einem Häufchen von Statolithen, welche von vier federartigen Sinnesplatten getragen werden; dieser ganze Apparat wird von einer uhrglasförmigen Membran überdeckt,

welche wie die Rippenplättchen aus vereinigten starren wimperartigen Zellfortsätzen gebildet wird und sechs basale Öffnungen besitzt. Durch vier Öffnungen treten die vier Flimmerstreifen in die Sinnesgrube ein; durch zwei Öffnungen steht die Sinnesgrube mit den zwei in der Sagittalebene verlaufenden bewimperten, sog. Polfeldern im Zusammenhang, die als Geruchsorgan aufgefaßt werden. Als peripheres Nervensystem betrachtet man basale, zuweilen fibrilläre Zellverbindungen, welche von der Sinnesgrube an durch die Flimmerstreifen und die acht Rippenreihen hindurch bestehen. Außerdem werden ein über die Haut verbreiterter subepithelialer Nervenplexus sowie auch in der Mittelschichte Nervenzellen angegeben.

Mit Ausnahme der *Beroiden* (Fig. 345) besitzen die Ctenophoren zwei lange, einseitig mit Nebenfäden besetzte, sehr kontraktile Fangfäden. Diese entspringen im Grunde einer Tasche und bestehen aus einer muskulösen mesenchymatischen Achse sowie einer Epithelbekleidung. Letztere weist neben Tastzellen eigentümliche Klebzellen auf, deren Basis in einen kontraktilen Spiralfaden ausläuft, während das freie, konvex vorspringende Ende durch seine klebrige Beschaffenheit an Gegenständen der Berührung haftet (Fig. 342).

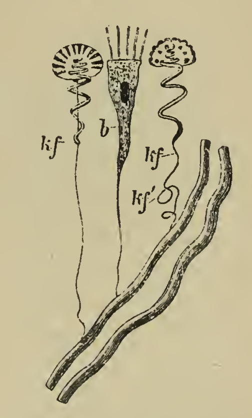


Fig. 342. Glatte Muskelfasern, Klebzellen *(kf)* und Tastzellen *(b)* eines Fangfadens von *Euplocamis stationis* (nach R. Hertwig). *kf'* Verlängerung des kontraktilen Fadens einer Klebzelle.

Die Mundöffnung führt in einen sagittalwärts ausgezogenen, zwei Längswülste aufweisenden ectodermalen Schlund, dessen innere, durch Muskeln verschließbare Öffnung (Schlundpforte) in den als Trichter bekannten Teil des Gastrovascularapparates einführt. Der senkrecht zum Schlundrohr verlängerte Trichter entsendet zwei transversale Hauptstämme, welche nach zweimaliger Gabelung in die unterhalb der Rippen verlaufenden Rippen- oder Meridiangefäße führen (Fig. 339); ferner entspringen vom transversalen Hauptstamm je ein längs des Schlundrohres absteigendes Schlund-(Magen-)gefäß sowie ein in die Tentakelbasis reichendes Tentakelgefäß. Rippen- und Schlundgefäße, die sich bei den *Beroiden* verästeln und stellenweise auch netzförmig verbinden (Fig. 345), treten bei diesen sowie den *Lobaten* und *Cestiden* in der oralen Körperhälfte durch Anastomosen miteinander in Kommunikation. Apicalwärts geht der Trichter in einen Trichterkanal über und spaltet sich unterhalb der Sinnesgrube in zwei Trichtergefäße, welche seitlich von den Polfeldern durch je eine verschließbare Öffnung (Exkretionsporus) in einer Diagonalebene ausmünden. Bei *Callianira* sind vier Trichtergefäße und Exkretionsporen vorhanden. Die Innenfläche des Magens sowie des Gastrovascularapparates ist bewimpert; letzterer ist mittels sog. Wimperrosetten, von Wimperzellen umkleideter Öffnungen, mit der mesenchymatischen Gallerte in Verbindung, in welcher der ganze Darm-

apparat eingebettet liegt. Die mesenchymatische Mittelschichte enthält außer Bindegewebszellen und Nervenzellen eine sehr reich entwickelte Muskulatur, die gewöhnlich bloß zu Gestaltveränderungen, bei den bandförmigen *Cestiden* zu Schlängelungen des Körpers führt.

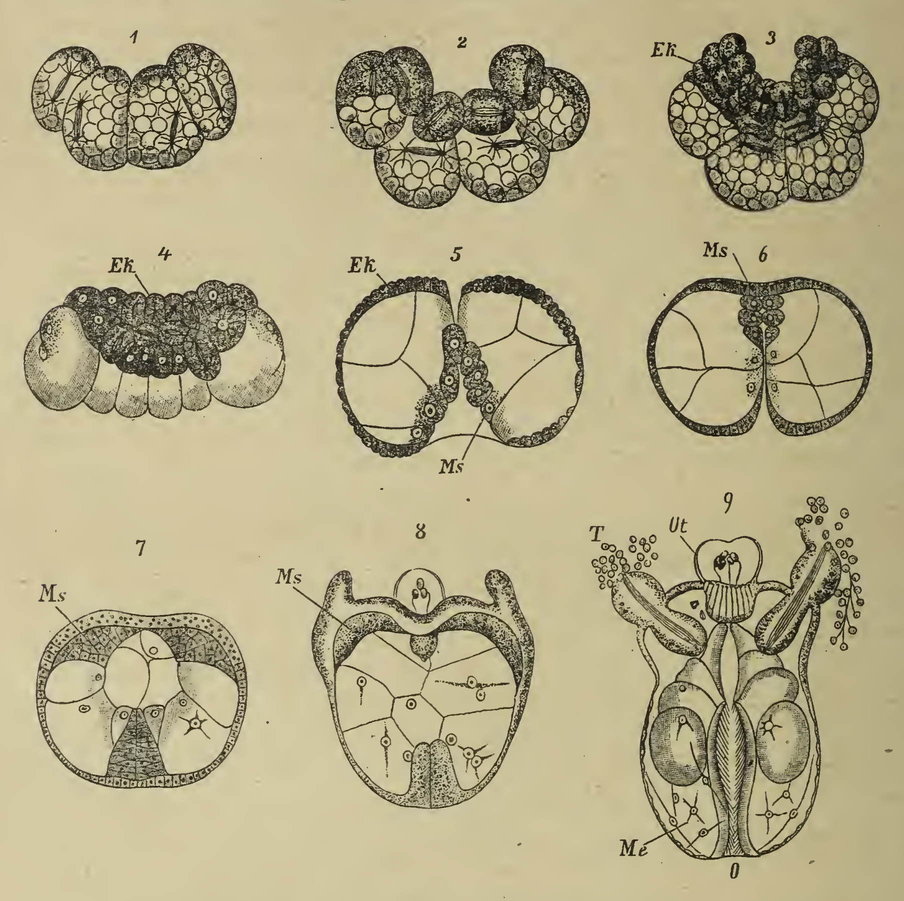


Fig. 343. Entwicklung von *Callianira bialata* (nach E. Metschnikoff).

1 Stadium der Achtteilung. *2* Stadium von 16 Furchungszellen. die sämtlich in Teilung sind. *3* Auf den 8 großen Furchungszellen liegt eine Kappe von etwa 48 Ectodermzellen *(Ek)*. *4* Seitliche Ansicht eines weiter vorgeschrittenen Stadiums. *5* Embryo im Stadium der Invagination der apicalen Entodermzellen *(Ms)* (Mesodermanlage Metschnikoff). *6* Weiter vorgeschrittenes Invaginationsstadium im Sagittalschnitt. *7* Stadium mit gebildetem Mundrohr. *8* Späteres Stadium mit Fangfadenanlage. *9* Fertiger Embryo. *T* Fangfaden, *Ot* Statolithenblase, *O* Mund, *Me* Gallerte (Mesenchym).

Die Ctenophoren sind *Zwitter*. Beiderlei Geschlechtsprodukte, deren Zugehörigkeit nicht sichergestellt ist, liegen in der Wand der Rippengefäße, bezw. blindsackförmiger Ausstülpungen derselben, bald mehr in lokaler Beschränkung *(Cestus)*, bald in der ganzen Länge der Rippengefäße, deren eine Seite mit Eifollikeln, die andere mit Samenschläuchen besetzt ist. Die Geschlechtsorgane sind in der Weise angeordnet, daß die Ovarien an der den Hauptebenen, die Hoden an der den Zwischenebenen zugekehrten Seite der Rippengefäße gelegen sind (Fig. 339). Die Geschlechtsprodukte gelangen

in den Gastrovascularraum und werden von hier durch die Mundöffnung ausgeworfen.

Das Ei, von einer weitabstehenden Hülle umschlossen, besitzt eine feinkörnige Rindenschichte und ein zentrales, blasiges Innenplasma. Die Furchung ist inäqual. Nach den ersten drei Meridianfurchen zeigt der Keim Schüsselform (Fig. 343). Schon im Stadium der Vierteilung bezeichnet die Trennungsebene der vier Furchungskugeln die Hauptebenen des Körpers, so daß jede der Furchungskugeln einen Quadranten des Tieres liefert (F o l). Mit der Bildung der ersten Äquatorialfurche trennen sich acht plasmareiche kleine Zellen ab. Sie bilden die erste Anlage des Ectoderms, dessen Elemente durch neue, von den großen Furchungskugeln knospende Zellen vermehrt werden und allmählich die das Entoderm bildenden großen Furchungskugeln überwachsen, worauf eine Invagination der inzwischen vermehrten Entodermzellen erfolgt. Vor ihrer Einstülpung liefern die Entodermzellen durch einen Knospungsvorgang kleinere Elemente, welche später apicalwärts gelangen und von M e t s c h n i k o f f für die Mesodermanlage gehalten wurden, nach (unpublizierten) Beobachtungen von H a t s c h e k dagegen dem Entoderm zugehören. Der Invagination des Entoderms schließt sich eine solche des Ectoderms an, welche zur Bildung des Schlundrohres führt. Die Anlage der Mesenchymzellen erfolgt durch Einwanderung von Zellen des Ectoderms, der Haut und des Magens, in die zwischen Ectoderm und Entoderm auftretende Gallerte.

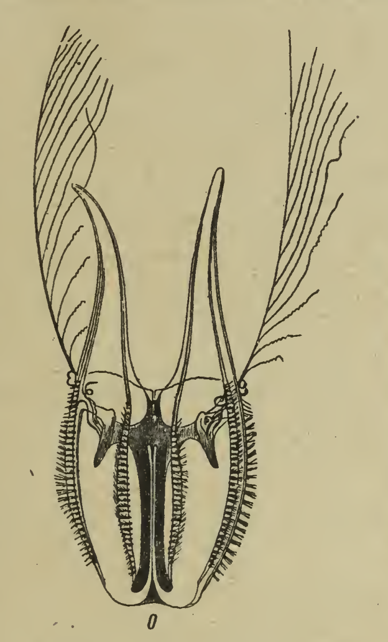


Fig. 344. *Callianira bialata* (nach C h u n). 1/1



Fig. 345. *Beroë ovata.* *Ot* Statolithenapparat, zu dessen Seiten die Tentakelchen der Polfelder, *Tr* Trichter. 1/1

Die jungen freigewordenen Ctenophoren sind von der Geschlechtsform durch einfachere, meist kugelige Körperform, geringe Größe der Senkfäden und Rippen sowie durch abweichende Größenverhältnisse der Teile des Darmapparates mehr oder minder verschieden. Am auffallendsten ist die Abweichung bei den *Cestiden* und *Lobaten*, deren Jugendzustände Cydippen ähnlich sehen. Bemerkenswert ist die von C h u n beobachtete Erscheinung, daß Larven von *Eucharis* in der heißen Jahreszeit die Ge-

schlechtsreife erlangen und nach Vollendung der Metamorphose zum zweiten Male geschlechtsreif werden *(Dissogonie)* (vgl. pag. 188).

Die Rippenquallen leben in den wärmeren Meeren; sie sind pelagische Tiere und besitzen die Fähigkeit zu leuchten. Als Nahrung dienen denselben kleine oder größere Seetiere, die sie mittels der Senkfäden einfangen. Manche, wie die *Beroiden,* welche der Senkfäden entbehren, vermögen mit ihrem außerordentlich weiten Mund relativ große Beutetiere, selbst Fische aufzunehmen. Einzelne Formen, wie *Cestus, Eucharis,* erreichen eine Länge von 30 *cm.*

Klasse: **Ctenophorae.**

1. Tribus. *Tentaculata.* Fangfäden vorhanden.

Fam. *Cydippidae.* Körper kugelig bis walzig, zuweilen in der Sagittalebene wenig komprimiert. Rippen- und Schlundgefäße endigen blind. *Pleurobrachia rhodopis* Chun, *Hormiphora (Cydippe) plumosa* Sars (Fig. 340), *Euplocamis stationis* Chun, *Callianira bialata* Chiaje, Mittelmeer (Fig. 344).

Hier schließen sich die mit der Mundfläche kriechenden Rippenquallen der Gattungen *Coeloplana* Kow. und *Ctenoplana* Korotneff sowie die mit dem Munde festsitzende, der Wimperplättchen entbehrende *Tjalfiella tristoma* Mrtsn. aus Westgrönland an.

Fam. *Lobatae.* Körper transversal komprimiert, mit zwei mächtigen Lappen jederseits in der Umgebung des Mundes. An den Enden der subtransversalen Rippen mit Schwimmplättchen besetzte Fortsätze (Aurikel). *Eucharis multicornis* Eschz. (*Chiaja papillosa* M. E.), Körper mit zahlreichen Tastpapillen besetzt. Mittelmeer. *Bolina* Mert.

Fam. *Cestidae.* Körper in der Sagittalebene bandförmig ausgezogen. Subtransversale Rippen sehr kurz, subsagittale Rippen lang. *Cestus veneris* Lsr., Venusgürtel, weit verbreitet.

2. Tribus. *Nuda.* Fangfäden fehlen.

Fam. *Beroidae.* Melonenquallen. Körper langgestreckt eiförmig, transversal komprimiert. Mundöffnung sehr weit, Magen voluminös. Ränder der Polfelder zu verästelten Zöttchen erhoben. Rippen- und Magengefäße verästelt und auch zu einem Netzwerk zusammentretend. Schlundwülste fehlen. *Beroë ovata* Eschz. (Fig. 345), *B. forskåli* Chun, Mittelmeer und Atlant. Oz.

II. Divisio. **Coelomata (Bilateria).**

Metazoen von bilateralsymmetrischem Bau, mit vom Entoderm aus entstandenem, reich differenziertem Mesoderm, welches aus paarigen, das Coelom umschließenden Epithelsäcken (Mesepithel-, Coelomsäcken) und einem von diesen aus gebildeten Mesenchym besteht.

Ein allgemeiner Charakter der Coelomaten ist ihr bilateralsymmetrischer Bau, daher sie auch *Bilateria* benannt werden; er erscheint bei den *Echinodermen* im ausgebildeten Zustand durch einen radiären Bau sekundär verdrängt.

Innerhalb der *Coelomata* lassen sich zwei Typen (vgl. pag. 102—104) unterscheiden, denen gemäß diese Abteilung in zwei Phyla zerfällt: 1. *Protostomia (Zygoneura),* 2. *Deuterostomia.*

Bei den *Protostomia* ist die primäre Hauptachse des Körpers nach der Ventralseite geknickt, an welche der Urmund (Prostoma) verschoben und später als Schlundpforte in die Tiefe verlagert erscheint. Wo ein After entwickelt wird, entsteht derselbe sekundär am hinteren Körperende. Bei den *Deuterostomia* bleibt die Primärachse als Hauptachse des Körpers erhalten. Der am Hinterende verbleibende Urmund wird zum After, während die definitive Mundöffnung an der späteren Ventralseite nahe dem Vorderende neu entsteht.

Den *Coelenteraten* gegenüber, deren Organe sämtlich aus Differenzierungen von Ectoderm und Entoderm hervorgehen, tritt bei den *Coelomaten* ein drittes vom Entoderm (wohl ursprünglich durch Faltung vom Urdarm) entstandenes Keimblatt, das *Mesoderm,* auf, das eine reiche Differenzierung erfährt und die Muskulatur, Bindesubstanzen, Gefäße, Exkretionsorgane (Nephridien) liefert. In ihm liegen stets die Genitalzellen. Es besteht aus paarigen Epithelsäcken (Mesepithelsäcken, Coelomsäcken), die durch Gänge nach außen münden, und aus einem Mesenchym, das aus den Mesepithelsäcken hervorgeht. Den *Coelenteraten* gegenüber, deren einziges Hohlraumsystem im Körper durch die Höhle des Darmsystems gebildet wird, ist bei den *Coelomaten* ein neuer Körperhohlraum, das *Coelom* (sekundäre Leibeshöhle), vorhanden, welches von den Mesepithelsäcken umschlossen wird und dem die Höhle der Genitaldrüse sowie der Nephridien zuzurechnen ist. Ferner finden sich bei den meisten *Coelomaten* innerhalb des Mesenchyms weitere (wahrscheinlich überall) auf die primäre Leibeshöhle (Blastocoel) zurückzubeziehende Hohlraumsysteme, die *Lymphe*führenden Räume und das *Blutgefäßsystem.*

Durch sekundäre Veränderungen und Substitution ergibt sich innerhalb der *Coelomata* eine große Mannigfaltigkeit in den speziellen Organisationsverhältnissen.

Die Lebensstufe der *Coelomaten* ist entsprechend der verschieden hohen Differenzierung des Körpers eine einfache, bis zu den höchsten Formen innerhalb des Tierreiches sich erhebende.

V. Phylum. **Protostomia (Zygoneura).**

Coelomaten mit ventralem, in der Schlundpforte (Stomodaealpforte) erhaltenem Prostoma, After sekundär am Hinterende entstanden.

Diese durch Gegenbaurs Erörterungen vorbereitete, von Hatschek aufgestellte und als *Zygoneura* bezeichnete Gruppe umfaßt die *Scolecida, Annelida, Arthropoda, Mollusca* und *Molluscoidea.* Die Zusammengehörigkeit der hier eingereihten Formen spricht sich außer in den gemeinsamen Zügen der Organisation auch darin aus, daß bei *Anneliden, Mollusken* und *Molluskoideen* eine gemeinsame Larvenform, die Trochophoralarve, auftritt, mit welcher unter den *Scoleciden* der definitive Zustand der *Rotatorien* (unter denselben im besonderen die *Trochosphaera aequa-*

torialis) im wesentlichen übereinstimmt (Trochophoratheorie Hatschek). Nur die *Platyhelminthes* weisen in dem Mangel der Afteröffnung einen etwas niedereren Zustand auf.

1. Kladus. **Scolecida, Niedere Würmer.**

Protostomia mit geräumiger oder sehr enger primärer Leibeshöhle (Blastocoel) und kleiner Coelomhöhle, welche auf die Nephridien (Pronephridien) sowie die Höhle der Genitaldrüse beschränkt ist.

Bisher ihrer Wurmgestalt wegen gewöhnlich mit den *Anneliden* in einen Kreis *Vermes* vereinigt, werden die *Scolecida* in neuerer Zeit wieder von den Anneliden mit Recht schärfer getrennt. Es sind aber auch nach dem Vorgange Hatscheks die festsitzenden, polypenartig gestalteten *Entoprocta,* die bisher gewöhnlich zu den Bryozoen gestellt werden, am besten zu den Scoleciden einzuordnen. Ein gemeinsamer Charakter aller hierher gerechneten Formen liegt in der geringen Entwicklung des Coeloms, welches auf die Höhle der Genitaldrüse und der Nephridien (Pronephridien) beschränkt ist. Die primäre Leibeshöhle (Blastocoel) ist entweder mehr minder geräumig *(Aschelminthes)* oder durch Ausbildung eines reichen Mesenchyms auf Lücken beschränkt *(Platyhelminthes, Entoprocta, Nemertini).* Am Darmkanal ist ein Proctodaeum vorhanden *(Aschelminthes, Entoprocta, Nemertini)* oder fehlt *(Platyhelminthes).* Zur Ausbildung eines besonderen, und zwar geschlossenen Blutgefäßsystems kommt es bei den Nemertinen.

I. Klasse. **Platyhelminthes, Plattwürmer.**

Afterlose Scoleciden von dorsoventral abgeplattetem Körper, mit reichentwickeltem Mesenchym, welches das Blastocoel bis auf Lücken erfüllt, hermaphroditisch.

Unter den hierher gehörigen Formen leben die *Turbellaria* meist frei im Wasser oder feuchter Erde, die *Trematodes* und *Cestodes* parasitisch. Der Körper ist stes dorsoventral abgeplattet und an seiner Oberfläche bei den *Turbellaria* von einem Wimperkleid, bei den *Trematodes* und *Cestodes* von einer Cuticula bedeckt. Der aus einem Stomodaeum und Mesenteron aufgebaute Darm ist stets blindgeschlossen, ein After fehlt; die *Cestoden* sind darmlos. Die primäre Leibeshöhle erscheint bis auf kleine Lücken von einem zelligen Bindegewebe erfüllt, dessen Elemente miteinander verschmelzen. In dasselbe erscheinen alle übrigen Organe eingebettet, so auch die Muskulatur. Letztere bildet bei den *Platyhelminthen* einen Hautmuskelschlauch, der sich von außen nach innen aus einer Ringmuskelschichte, einer Längsmuskellage und einer aus gekreuzten Fasern bestehenden Schrägmuskelschichte aufbaut. Außerdem enthält die tiefere Schichte des Körperparenchyms in Bündeln angeordnete Längsmuskeln sowie quer- und dorsoventral zwischen den Organen verlaufende Muskelfasern (Fig. 78 *a*).

Das Nervensystem besteht aus einem Cerebralganglion, von welchem außer vorderen Nerven nach hinten meist sechs paarig angeordnete Längsnervenstämme abgehen, und zwar meist ein stärkstes ventrales Paar, das bei manchen Formen allein beobachtet ist. Die Nervenstämme sind durch Querkommissuren verbunden, überdies kann es zwischen den peripheren Nerven zur Ausbildung eines in oder unter der Hautmuskulatur gelegenen Nervenplexus kommen.

Die Exkretionsorgane (Pronephridien) zeichnen sich durch außerordentlich reiche Verästelungen im ganzen Körper aus.

Mit einigen Ausnahmen herrscht Hermaphroditismus. An der weiblichen Genitaldrüse besteht meist eine Gliederung in Keimstock und Dotterstock. Die Entwicklung ist gewöhnlich eine zuweilen mit Generationswechsel oder Heterogonie verbundene Metamorphose.

1. Ordnung. **Turbellaria, Strudelwürmer.**[1])

Meist freilebende Plattwürmer von ovaler oder blattförmiger Körpergestalt, mit bewimperter Haut und afterlosem Darm.

Die Strudelwürmer besitzen meist eine ovale, blattförmige Körpergestalt. Neben sehr kleinen Formen gibt es solche von ansehnlicher Größe.

[1]) Außer Dugès, A. S. Oerstedt, Quatrefages, O. Schmidt vgl. M. Schultze, Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswald 1851. O. S. Jensen, Turbellaria ad litora Norvegiae occidentalis. Bergen 1878. P. Hallez, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Lille 1879. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. u. II. Leipzig 1881 u. 1889. Die Organisation der Turbellaria Acoela. 1891. Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz 1903. Turbellaria. Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierr. IV. 1904—1914. Turbellaria, Tierr. 23. u. 35. Lfg. 1905, 1913. A. Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882. A. Lang, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie des Nervensystems der Platyhelminthen. Mitteil. zool. Stat. Neapel. I—III. 1879—1882. Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Neapel. 1884. J. Jjima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XL. 1884. Y. Delage, Études histologiques sur les Planaires Rhabdocoeles Acoeles. Arch. zool. expér. 1886. L. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIII, LI, 1886, 1890. F. Vejdovský, Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. LX. 1895. E. B. Wilson, Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence etc. Ann. Ac. sc. New-York. XI. 1898. E. Bresslau, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXVI. 1904. E. Mattiesen, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen. Ebenda. LXXVII. 1904. A. Luther, Die Eumesostominen. Ebenda. LXXVII. 1904. N. v. Hofsten, Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXV. 1907. Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden. Zool. Anz. 1912. F. M. Surface, The early development of a Polyclad, Planocera inquilina. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1907. J. Wilhelmi, Tricladen. Fauna u. Flora Neapel. XXXII. 1909. H. Merton, Beiträge zur Anatomie und Histologie von Temnocephala. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. XXXV. 1914. Vgl. ferner die Arbeiten von Moseley, Stimpson, Selenka, Woodworth, Fr. v. Wagner, Chichkoff, Pereyaslawzewa, Metschnikoff, Bergendal, Ude, Laidlaw, Wacke, Fuliński, Bock, Haswell u. a.

Mit ihrem Aufenthalte im süßen oder salzigen Wasser (einige pelagisch) oder in feuchter Erde steht die Bewimperung der Haut im Zusammenhange. Seltener treten Haftpapillen und Saugnäpfe auf. Das bewimperte Hautepithel weist einzellige Drüsen auf und enthält eigentümliche stäbchenförmige Sekretkörperchen (Rhabditen). Die Rhabditen entstehen in besonderen Epithelzellen; letztere sind bei den *Rhabdocoelen* und *Tricladen* in die Tiefe gerückt und mit dem Epithel mittels langer Plasmastränge in Verbindung, in denen die Rhabditen an die Oberfläche gelangen. Die zuweilen beobachteten Nesselkapseln *(Microstomum)* rühren von Cnidariernahrung her. Besonders bemerkenswert ist das Vorkommen von einzelligen Algen, z. B. bei *Dalyellia (Vortex), Convoluta* (Symbiose). Unter der ansehnlichen, die Oberhaut stützenden Basalmembran folgt der in das zellige, auch Pigment führende Bindegewebe eingelagerte Hautmuskelschlauch.

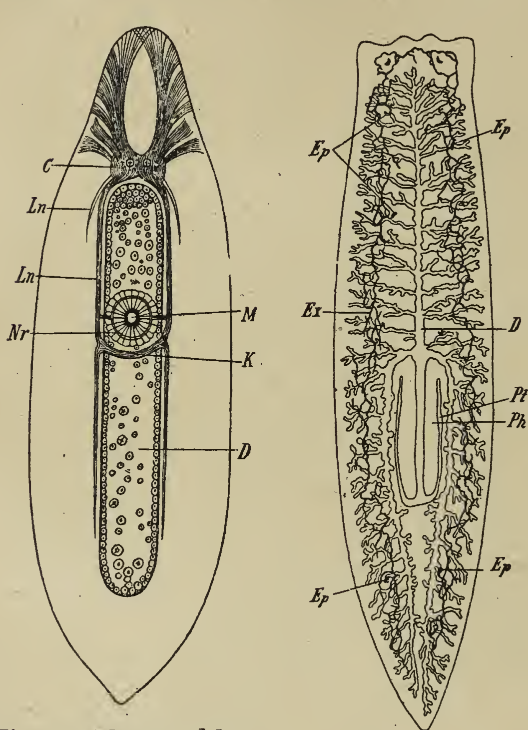


Fig. 346. *Mesostoma ehrenbergi*, Ventralansicht (nach v. Graff, kombiniert). $^6/_1$
C Cerebralganglion mit zwei Augenflecken, *Ln* Längsnervenstämme, *K* Querkommissur, *Nr* Pharyngealnervenring, *M* Mund, *D* Darm.

Fig. 347. *Dendrocoelum lacteum* (nach Jjima).
Ph Pharynx, *Pt* Pharyngealtasche, *D* Darm, *Ex* Excretionsorgane, *Ep* äußere Öffnungen derselben. ca. $^3/_1$

Das Nervensystem (Fig. 346) besteht aus einem meist in zwei Seitenlappen geteilten Cerebralganglion, das in der Nähe des vorderen Körperendes, zuweilen *(Polycladen)* etwas weiter nach hinten gelagert erscheint. Dasselbe entsendet nach vorn zahlreiche Nerven, nach hinten sechs Längsnervenstämme, zwei stärkere ventrale, ferner zwei schwächere dorsale und laterale. Zwischen den Nervenstämmen treten meist Querkommissuren auf, so wie auch zuweilen ein reicher peripherer Nervenplexus zur Ausbildung kommt. Bei den *Acoelen* sind bis sechs Paare von Längsnervenstämmen vorhanden, bei *Rhabdocoelen* dagegen ist meist nur ein ventrales Paar von Längsnervenstämmen mit wenigen (oft nur einer) Kommissuren beobachtet (Fig. 346).

Von Sinnesorganen sind bei den Turbellarien Augen ziemlich verbreitert, die in paariger Anordnung dem Gehirnganglion aufliegen; weiter kommen aber Augen zuweilen in großer Zahl besonders am vorderen

Körperrande vor. Ein unpaares statisches Sinnesorgan findet sich in Form einer einfachen, einen Statolithen führenden Blase dem Cerebralganglion anliegend bei *Acoelen* und *Monocelididen*. Tastorgane sind allgemein verbreitet und in Form größerer Haare und Borsten vornehmlich am Körperrande zu finden; zuweilen sind auch Tentakel vorhanden. Ein eigentümliches Tastorgan stellt der bei gewissen Rhabdocoelen *(Gyratricidae, Polycystididae)* am vorderen Körperende auftretende einstülpbare Tastrüssel dar. Auch *(Microstomiden, Prorhynchus, Monocelis, Bipalium)* kommen seitliche, als Spürorgane gedeutete Wimpergrübchen in der Höhe des Gehirns vor.

Mund und Darmkanal sind überall vorhanden. Der Mund liegt stets an der Bauchseite, entweder in der Mitte oder er ist nach der hinteren, zuweilen an die vordere Körperhälfte gerückt. Er führt, mit Ausnahme einiger *Acoela*, in einen Schlund, welcher bei den meisten *Rhabdocoelen* ein einfaches Rohr bleibt; in der Regel hat sich aber aus demselben ein vorstreckbarer, muskulöser Schlundkopf *(Pharynx)* differenziert, der von einer Pharyngealtasche umgeben wird. Der stets afterlose Mitteldarm ist röhrenförmig *(Rhabdocoela)* (Fig. 346), gelappt *(Alloeocoela)* oder verästelt; im letzteren Falle teilt er sich entweder in drei, einen vorderen und zwei hintere, mit Seitenzweigen versehene Hauptäste *(Tricladidea)* (Fig. 347) oder gibt außer einem unpaaren vorderen zahlreiche paarige, sich gegen den Körperrand verzweigende Äste ab *(Polycladidea)* (Fig. 352), die auch miteinander anastomosieren können und bei manchen Formen Öffnungen nach außen besitzen. Bei den *Acoela* wird der Mitteldarm durch ein aus einer zentralen Zellmasse gebildetes Innenparenchym repräsentiert.

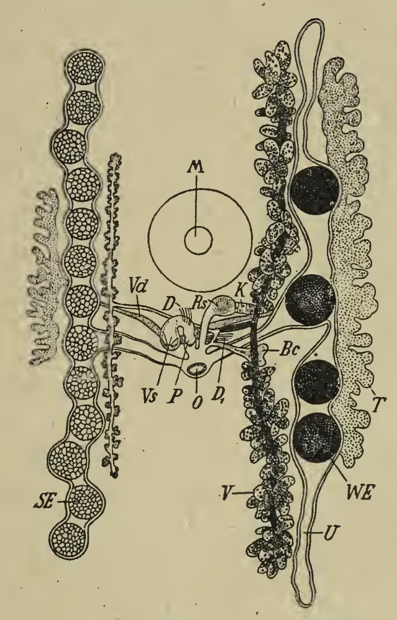


Fig. 348. Genitalapparat von *Mesostoma ehrenbergi* (aus v. Graff). Hoden, Dotterstöcke, Uterus links in Sommer-, rechts in Wintertracht. *Bc* Bursa copulatrix, *D* Ausführungsgänge der Körnerdrüsen, D_1 der Schalendrüsen, *K* Keimstock, *M* Mund, *O* Genitalöffnung, *P* Penis, *Rs* Receptaculum seminis, *SE* Sommereier, *T* Hoden, *U* Uterus, *V* Dotterstock, *Vd* Vas deferens, *Vs* Vesicula seminalis, *WE* Wintereier.

Das Exkretionssystem (Wassergefäßsystem) besteht aus zwei in den Seiten des Körpers verlaufenden, an der Innenwand mit einzelnen Geißeln ausgestatteten verästelten Kanälen, die entweder vorn oder hinten meist durch paarige Öffnungen nach außen, bei *Mesostomen* in die Pharyngealtasche münden. Bei den *Tricladen* treten im Verlaufe der Nephridien mehrere an der Dorsalseite des Körpers gelegene Öffnungen auf (Fig. 347). An den Innenenden der Exkretionskanäle finden sich geschlossene Wimperkölbchen. Bei *Acoelen* wurde das Exkretionssystem vermißt.

Die Turbellarien sind mit seltenen Ausnahmen *(Sabussowia dioica)* Zwitter; die Getrenntgeschlechtlichkeit der *Microstomeen* erscheint zweifelhaft. Die männlichen Geschlechtsorgane (Fig. 163 u. 348) bestehen aus Hoden, welche als paarige Schläuche in den Seiten des Körpers liegen oder in zahlreiche kugelige Bläschen aufgelöst erscheinen; die Vasa deferentia weisen eine Samenblase auf und münden in ein ausstülpbares, häufig mit Chitinteilen besetztes Begattungsorgan mit Drüse. Die weibliche Genitaldrüse besteht bei *Polycladen* aus zahlreichen in den Seiten des Körpers gelegenen Ovarialbläschen. In der Regel ist dieselbe in einen paarigen oder unpaaren Keimstock und einen paarigen verzweigten Dotterstock getrennt *(Tricladen,* meiste *Rhabdocoela* und *Alloeocoela);* seltener ist eine solche Arbeitsteilung nicht vorhanden (fast alle *Acoela,* einige *Rhabdocoela,* die *Polycladidea).* Eine Übergangsform bildet der bei einigen *Rhabdocoelen* und *Alloeocoelen* sich findende Keimdotterstock, welcher in einem Teile die Eizellen, in einem anderen Dotterzellen produziert. Die Oviducte führen in einen einfachen Eiergang mit Vagina und sog. Schalendrüse, dazu tritt Receptaculum seminis sowie häufig ein besonders ausmündender, vom Atrium genitale aus gebildeter Uterus und oft eine Bursa copulatrix. Bei einigen Turbellarien findet sich ein besonderer, vom weiblichen Genitalapparat zur Haut verlaufender Kanal, vergleichbar dem Laurerschen Kanal der Trematoden. Das männliche Begattungsorgan und die Vagina münden an der Ventralseite meist in ein gemeinsames Atrium, seltener getrennt (meiste *Polycladen,* einige *Rhabdocoela* und *Alloeocoela*). Bei einer Anzahl von rhabdocoelen und tricladen Turbellarien besteht ein Verbindungsgang (Ductus genito-intestinalis) zwischen Darm und weiblichem Teil des Genitaltraktes.

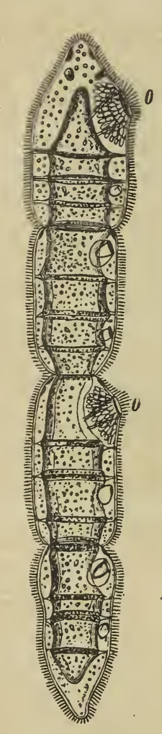


Fig. 349. *Microstomum lineare* (nach v. Graff). $^{12}/_{1}$ Eine durch Teilung entstandene Kette. *O, O'* Mundöffnungen.



Fig. 350. Müllersche Larve eines Polycladen *(Yungia aurantiaca).* *O* Mund (nach Lang). ca. $^{45}/_{1}$

Die Eier werden in Kokons oder in einem flachen Laich, zuweilen einzeln und dann von einer harten, meist rotbraun gefärbten Schale umhüllt abgelegt. Indessen werden bei *Mesostomen (Mesostoma ehrenbergi)* auch durchsichtige Eier mit dünnen farblosen Hüllen *(Sommereier)* gebildet, welche sich im mütterlichen Körper entwickeln (vgl. Fig. 348). Ihre Produktion geht der Erzeugung der hartschaligen oder *Wintereier* stets voraus.

Die Turbellarien besitzen ein großes Regenerationsvermögen. Mit demselben hängt die ungeschlechtliche Fortpflanzung zusammen, die sich bei einigen *Tricladen*, *Catenuliden* und *Microstomiden* als Querteilung vollzieht. Bei *Microstomum lineare* bildet sich am hinteren Körperteile zunächst zwischen Haut und Darm ein queres Doppelseptum, hinter welchem Neubildungen, so Gehirn nebst Schlundring und Pharynx auftreten. Später schnürt sich der Leib und Darm zwischen den auseinanderrückenden Septen ringförmig ein. Bevor jedoch die Trennung beider Stücke erfolgt, bildet sich im hinteren Abschnitt eines jeden derselben der Vorderkörper eines neuen Tieres, so daß eine Kette von vier Individuen vorhanden ist, die durch fortgesetzte Wiederholung der gleichen Vorgänge zu einem Wurmstöckchen von 8, ja 16 Individuen wird, bevor die Trennung der letzteren erfolgt (Fig. 349).

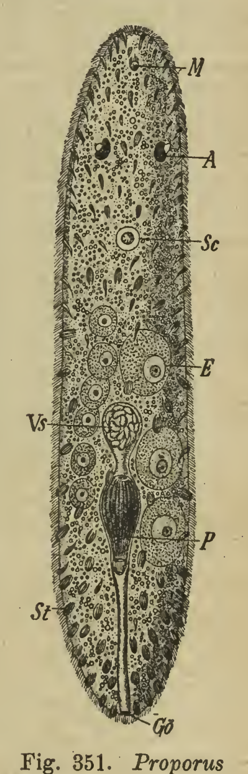


Fig. 351. *Proporus venenosus* (nach v. Graff). ca. $^{55}/_{1}$

M Mund (etwas nach hinten verschoben), *A* Auge, *Sc* Statocyste, *E* Ei, *Vs* Vesicula seminalis, *P* Penis, *St* Rhabditenpakete, *Gö* Genitalöffnung.

Die Entwicklung der Turbellarien erfolgt in der Regel direkt, nur bei einigen *Polycladen* durch Metamorphose. Das Ei der Polycladen durchläuft eine inäquale Furchung, in deren Verlauf die den animalen Pol einnehmenden kleineren Zellen die unteren größeren Zellen bis auf eine kleine Öffnung (Stelle des definitiven Mundes) umwachsen. Erstere bilden das Ectoderm, welches auch den Schlund und das Gehirn liefert, letztere das Entoderm, aus dem der Mitteldarm hervorgeht. Das auf das Ectoderm zurückzuführende larvale Mesoderm wird frühzeitig durch vier Zellen angelegt. Es liefert nur Mesodermbildungen des Pharynx, während die Anlage des übrigen Mesoderms durch zwei Urmesodermzellen, welche paarige Mesodermstreifen produzieren, erfolgt. Die mittels Metamorphose sich entwickelnden Turbellarien schlüpfen in Form der sog. *Müllerschen Larve* aus, die durch den Besitz von acht am Rande mit stärkeren Wimpern besetzten Lappen ausgezeichnet ist (Fig. 350). Die kleinen Eier der *Tricladen* entwickeln sich unter Aufnahme der zahlreichen Dotterzellen, welche dem Ei apponiert sind. Der Embryo schluckt mittels eines embryonalen Pharynx Dotterzellen und schwillt infolgedessen bedeutend an; sodann wird der Embryonalpharynx rückgebildet und durch den an gleicher Stelle entstehenden definitiven Schlund ersetzt. Zu dieser Zeit tritt auch die Abplattung des Körpers ein.

Die Turbellarien leben von kleinen Würmern, Krebsen und Insektenlarven, die sie mit ihrem fadenziehenden, von Rhabditen durchsetzten Sekrete umspinnen, manche parasitisch. Das Hautsekret der Landplanarien dient auch zum Herablassen von Zweigen.

1. Unterordnung. *Acoela.* Marine Turbellarien von geringer Größe. Darm durch eine zentrale verdauende Zellmasse repräsentiert. Schlund fehlt oder ist eine einfache Hauteinsenkung.

Fam. *Proporidae.* Mit einer Geschlechtsöffnung. *Proporus venenosus* O. Schm. (Fig. 351). *Haplodiscus* Weldon. Körper platt, scheibenförmig. Pelagisch lebend. Atlant. Oz. Mittelmeer.

Fam. *Convolutidae.* Mit zwei Geschlechtsöffnungen. *Aphanostoma diversicolor* Oerst., *Convoluta convoluta* Abildg. (*paradoxa* Oerst.). Mittelmeer, Nordsee.

2. Unterordnung. *Rhabdocoela.* Turbellarien mit röhrenförmigem Darm.

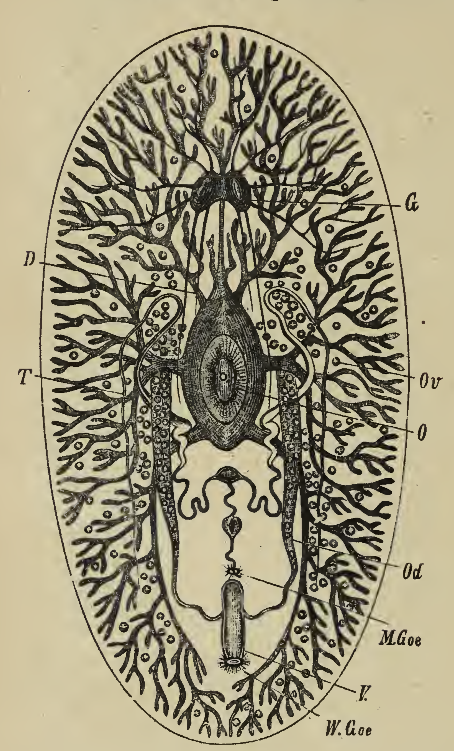


Fig. 352. Anatomie von *Stylochoplana (Leptoplana) pallida* (nach Quatrefages). ca. $^3/_1$
D Darm, *G* Gehirnganglion, *O* Mund, *Ov* Ovarien, *Od* Ovidukt, *T* Vas deferens, *V* Vagina, *MGoe* männliche, *WGoe* weibliche Geschlechtsöffnung.

Fam. *Catenulidae.* Mund am Vorderende des Darmes. Pharynx einfach. Ein einfacher Exkretionsstamm. Meist mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. *Catenula lemnae* Dug. Bildet Ketten von meist 2—4 Individuen. Süßwasser, Europa. *Stenostomum leucops* Dug. Süßwasser, Europa, Nordamerika.

Fam. *Microstomidae.* Mund nahe dem Vorderende, Pharynx einfach. Hauptstämme des Exkretionssystems paarig. Teilweise mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. *Alaurina composita* Metschn. Planktonisch. Nordatl. Oz. *Microstomum lineare* Müll. Süßwasser, Europa, Nordamerika (Fig. 349). Beide mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. *Macrostomum appendiculatum* O. Fabr. Ohne ungeschlechtliche Fortpflanzung. Im Süßwasser und marin. Europa, Asien.

Fam. *Prorhynchidae.* Mund am Vorderende. Mit einem Pharynx compositus. Meist mit Wimpergrübchen. Genitalöffnungen getrennt. *Prorhynchus stagnalis* M. Schultze. Süßwässer, Europa, Asien, Nordamerika.

Fam. *Dalyelliidae.* Lage des Mundes wechselnd. Pharynx meist tonnenförmig. Genitalöffnung einfach. *Dalyellia (Vortex) viridis* G. Shaw. *Phaenocora (Derostoma) unipunctata* Oerst. *Opistomum pallidum* O. Schm. Mund im letzten Körperdritteile. Alle im Süßwasser, Europa. Hier schließen sich an *Graffilla muricicola* Ihrg. Parasit in der Niere von Murex trunculus und M. brandaris. Mittelmeer. *Genostoma tergestinum* Calandr. Mund am Hinterende des Körpers. Körper nur an der Ventralseite bewimpert, vorn mit Saugscheibe. Parasitisch auf Nebalia. Mittelmeer.

Hier schließt sich wahrscheinlich an die Fam. *Temnocephalidae.* Körper breit, unbewimpert, am Hinterende mit bauchständigem Saugnapf, am Vorderende mit in der Regel fünf fingerförmigen Tentakeln. Leben in Biocoenose auf Krebsen und Schildkröten tropischer und subtropischer Süßwässer. *Temnocephala chilensis* Blanch. Auf Aeglea laevis. Chile. *Scutariella didactyla* Mrázek, auf Atyaëphyra desmaresti. Montenegro.

Fam. *Typhloplanidae.* Mit rosettenförmigem Pharynx, von der Ventralfläche des Darmes entspringend. Nur eine Genitalöffnung. *Mesostoma ehrenbergi* Focke. Süßwasser, Europa, Asien, Nordamerika (Fig. 346). *Typhloplana viridata* Abildg. Süßwasser, Mittel- und Nordeuropa, Nordamerika. *Castrada intermedia* Volz. Finn. Meerbusen. Süßwasser, Nord- und Mitteleuropa.

Fam. *Polycystididae.* Mit Tastrüssel. Pharynx rosettenförmig. Mit einer Genitalöffnung. *Acrorhynchus caledonicus* Clap. Nordsee. *Polycystis (Macrorhynchus) naegelii* Köll. Atlant. Oz., Mittelmeer. *Phonorhynchus helgolandicus* Metschn. Nordatl. Oz., Adria.

Fam. *Gyratricidae.* Mit Tastrüssel. Pharynx rosettenförmig. Mit zwei Genital öffnungen. *Gyratrix hermaphroditus* Ehrbg. Süßwasser, Europa, Asien, Nordamerika und Nordatl. Oz.

3. Unterordnung. *Alloeocoela.* Turbellarien mit meist schwach gelapptem sackförmigen oder in der Mitte in zwei Schenkel gespaltenen Darm.

Fam. *Plagiostomidae.* Meist kleine drehrunde Formen mit verschmälertem Hinterende. Darm ohne seitliche Divertikel. Mit einer Geschlechtsöffnung. *Plagiostomum vittatum* Leuck. Nordatl. Oz. Hier schließt sich an *Pseudostomum (Cylindrostoma) klostermanni* Graff, Mittelmeer, Nordatl. Oz.

Fam. *Monocelididae.* Langgestreckte platte Formen mit verbreitertem Hinterende. Darm mit seitlichen Divertikeln. Mit zwei Geschlechtsöffnungen. Statocyste vorhanden. *Monocelis lineata* Müll. Europ. Meere. *M. fusca* Oerst. Nordatl. Oz. *Otomesostoma auditivum* Pless. Süßwasser, Europa.

Fam. *Bothrioplanidae.* Der schwach gelappte Darm in der Mitte in zwei Schenkel gespalten. Genitalöffnung einfach. *Bothrioplana semperi* M. Brn. In einem Brunnen, Dorpat. *Euporobothria bohemica* Vejd. Süßwasser, Europa.

4. Unterordnung. *Tricladidea.* Langgestreckte platte Turbellarien, mit zwei Keim- und Dotterstöcken und zahlreichen Hoden. Geschlechtsöffnung einfach. Der Darm besteht aus einem vorderen und zwei hinteren Schenkeln mit Nebenästen.

Fam. *Planariidae.* Der langgestreckt-ovale und abgeflachte Körper vorn oft mit seitlichen lappenförmigen Fortsätzen, in der Regel mit zwei Augen. *Planaria torva* Müll., ohne tentakelartige Fortsätze. Süßwasser, Europa, Ostsee. *P. gonocephala* Dug. Mitteleuropa. *P. alpina* Dana. In kalten Wässern der mitteleurop. Gebirge und im Norden. *P. montenigrina* Mrázek. Polypharyngeal, mit bis 30 Pharyngen. Bulgarien, Montenegro. *Phagocata gracilis* Leidy. Polypharyngeal. Nordamerika. *Dendrocoelum lacteum* Müll., mit tentakelartigen Fortsätzen (Fig. 347). *Polycelis nigra* Müll., mit zahlreichen randständigen Augen. Süßwasser, Europa, Ostsee. *Procerodes lobata* O. Schm. (*Gunda segmentata* Lang). Messina, Schwarzes Meer. Hier schließt sich an *Sabussowia dioica* Clap. Getrenntgeschlechtlich. Triest.

Fam. *Geoplanidae.* Landplanarien von meist gestrecktem Körper mit breiter Kriechsohle oder mit schmaler Kriechleiste, mit zahlreichen Augen, selten augenlos. Vorderende des Körpers von einer Sinneskante eingesäumt. *Geoplana rufiventris* Fr. Müll. Brasilien.

Fam. *Bipaliidae.* Landplanarien, deren gestreckter Körper am Vorderende zu einer queren, mit einer Sinneskante und zahlreichen Augen besetzten Kopfplatte verbreitert ist und eine Kriechleiste besitzt. *Bipalium marginatum* Loman, *Placocephalus javanus* Loman, Java.

Fam. *Rhynchodemidae.* Landplanarien mit zwei Augen, häufig mit Kriechsohle oder Kriechleiste. *Rhynchodemus terrestris* Müll. West- und Mitteleuropa. *Rh. bilineatus* Metschn. In Glashäusern in Europa beobachtet.

5. Unterordnung. *Polycladidea.* Turbellarien von meist ansehnlicher Größe, mit blattförmigem, gewöhnlich sehr breitem Körper. Augen in großer

Zahl vorhanden. Der Darm allseitig in zahlreiche verzweigte Äste ausgehend. Dotterstöcke fehlen. Genitalöffnungen meist getrennt. Meeresbewohner.

1. Tribus. *Acotylea.* Ohne Saugnapf.

Fam. *Planoceridae.* Mit Nackententakeln. *Planocera folium* Gr., Nordsee, Mittelmeer. *P. pellucida* Mert. Lebt pelagisch. Atlant. u. Still. Oz. *Stylochus neapolitanus* Chiaje, Neapel.

Fam. *Leptoplanidae.* Ohne Tentakeln. *Leptoplana tremellaris* Müll. Europ. Meere. *Stylochoplana pallida* Qtrf. Mittelmeer (Fig. 352).

2. Tribus. *Cotylea.* Mit bauchständigem Saugnapf.

Fam. *Pseudoceridae.* Mit faltenförmigen Randtentakeln. Zahlreiche Darmastwurzeln; zuweilen mit doppeltem männlichen Begattungsapparat. *Thysanozoon brocchii* Gr. mit Rückenzotten, in welche Darmdivertikel eintreten. *Pseudoceros velutinus* Blanch., Mittelmeer.

Fam. *Euryleptidae.* Ohne oder mit zipfelförmigen Randtentakeln. Mund nahe dem vorderen Körperende. *Prostheceraeus vittatus* Mont., *Eurylepta cornuta* Ehrbg.. *Oligocladus sanguinolentus* Qtrf. Europ. Meere.

2. Ordnung. **Trematodes, Saugwürmer.**[1])

Parasitische Platyhelminthen von meist blattförmigem, selten walzenförmigem Körper mit bauchständigen Haftorganen, mit gabelig gespaltenem afterlosen Darm.

---

[1]) Außer Rudolphi, de Filippi, Moulinié, Diesing, Pagenstecher, De la Valette St. George vgl. A. v. Nordmann, Mikrographische Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen Thiere. Berlin 1832. G. Wagener, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Haarlem 1857. P. J. van Beneden, Mémoire sur les vers intestinaux. Paris 1861. Van Beneden et Hesse, Recherches sur les Bdelloides ou Hirudinées et les Trématodes marins. 1863. E. Zeller, Untersuchungen über die Entwicklung von Diplozoum paradoxum. Zeitschr. für wiss. Zool. XXII. 1872. Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomeen. Ebendas. XXVII. 1876. F. Sommer, Die Anatomie des Leberegels. Ebendas. XXXIV. 1880. O. Taschenberg, Beiträge zur Kenntnis ectoparasitischer mariner Trematoden. Abh. Naturf. Ges. Halle 1879. R. Leuckart, Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels. Arch. f. Naturg. 1882, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Leipzig 1879—1901. A. P. Thomas, The life history of the liver-fluke. Quart. Journ. micr. sc. 1883. H. Schauinsland, Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung der Trematoden. Jen. naturw. Zeitschr. XVI. 1883. H. Heckert, Leucochloridium paradoxum etc. Biblioth. zool. IV. 1889. S. Goto, Studies on the Ectoparasitic Trematodes of Japan. Journ. of Coll. of Sc. Univ. Japan. VIII. 1894. A. Looss, Ueber Amphistomum subclavatum Rud. und seine Entwicklung. Festschr. f. Leuckart 1892. Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibl. zool. XVI. 1894. Recherches sur la Faune parasitaire de l'Egypte. Kairo 1896. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Aegyptens etc. Zool. Jahrb. XII. 1899. F. Blochmann, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg 1896. H. Bettendorf, Ueber Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb. X. 1897. P. Cerfontaine, Contribution à l'étude des Octocotylidés. Arch. Biol. XVI. 1900. H. Halkin, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. de Biolog. XVIII. 1910. M. Braun, Vermes. Bronn's Classen u. Ordnung. des Thierr. 1879—1893. Die thierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl. Würzburg 1908. L. Kathariner, Über die Entwicklung von Gyrodactylus elegans. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1905. T. Odhner, Zur Anatomie der Didymozoen etc. Zoolog. Studier. Upsala 1907.

Die Trematoden sind von Turbellarien abzuleiten. Die Wimperbekleidung ist nur im Larvenleben erhalten; dagegen erscheinen im Zusammenhange mit der parasitischen Lebensweise Haftorgane in Form von aus Differenzierungen der Hautmuskulatur hervorgegangenen Sauggruben und als Klammerhaken ausgebildet, deren Zahl, Form und Anordnung sehr zahlreiche Modifikationen bietet. Im allgemeinen richtet sich die Größe und Ausbildung der Haftorgane nach der endoparasitischen oder ectoparasitischen Lebensweise. Die Bewohner innerer Organe *(Digenea)* besitzen meistens außer dem Mundsaugnapf einen zweiten größeren Saugnapf auf der Bauchfläche, bald in der Nähe des Mundes *(Fasciolidae)* (Fig. 354), bald an dem entgegengesetzten Körperpole *(Paramphistomidae)*. Indessen kann dieser größere Saugnapf auch fehlen *(Cyclocoelum)*. Die ectoparasitischen *Monogonea* zeichnen sich dagegen durch eine reichere Bewaffnung aus, indem sie außer zwei kleineren Saugnäpfen zu den Seiten des Mundes am hinteren Körperende eine große Haftscheibe mit sekundären Haftgruben oder zahlreiche kleine Saugnäpfe besitzen, die überdies noch durch Chitinstäbe gestützt sein können. Ferner kommen oft Chitinhaken, besonders häufig zwei größere Haken an der hinteren Haftscheibe hinzu (Fig. 360).

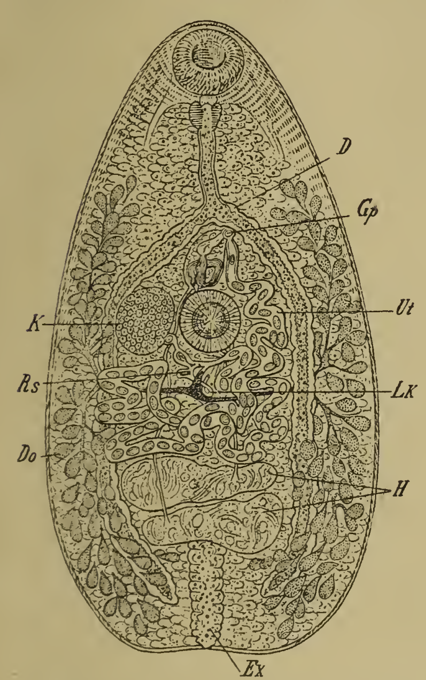


Fig. 353. *Opisthioglyphe ranae (Distomum endolobum)* (nach Looss). $^{50}/_{1}$
D Darm, *Ex* Exkretionsblase, *Gp* Genitalporus, *K* Keimstock, *Ut* Uterus, *Lk* Laurerscher Kanal, *Do* Dotterstock, *H* Hoden, *Rs* Receptaculum seminis.

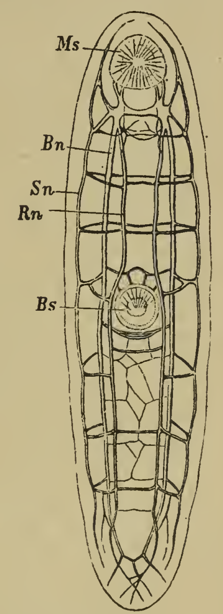


Fig. 354. Nervensystem von *Distomum isostomum* (nach E. Gaffron).
Ms Mundsaugnapf, *Bs* Bauchsaugnapf, *Sn* Seiten-, *Rn* Rücken-, *Bn* Bauchnervenstamm.

Zum natürlichen System der digenen Trematoden. I.—VI. Zool. Anz. 1911—1913. Die Homologien der weiblichen Genitalwege bei den Trematoden und Cestoden. Ebenda. 1912. W. Ortmann, Zur Embryonalentwicklung des Leberegels (Fasciola hepatica). Zool. Jahrb. XXVI. 1908. O. Zailer, Zur Kenntnis der Anatomie der Muskulatur und des Nervensystems der Trematoden. Zool. Anz. 1914. Vgl. ferner die Schriften von Linstow, Gaffron, Ercolani, v. Lorenz, Wierzejski, E. Rossbach, Monticelli, Ssinitzin, Reuss, Schubmann, Kossack u. a.

Die zuweilen Stachelchen oder Schüppchen tragende Körperbedeckung der Trematoden wird von einer Cuticula gebildet; die Zellen des sie abscheidenden Hautepithels sind in das darunterliegende bindegewebige Parenchym versenkt und stehen bloß durch Fortsätze mit der Cuticula in Verbindung (vgl. Fig. 367). Sehr verbreitet sind Hautdrüsen, die bei den Jugendformen Cystenbildung ermöglichen.

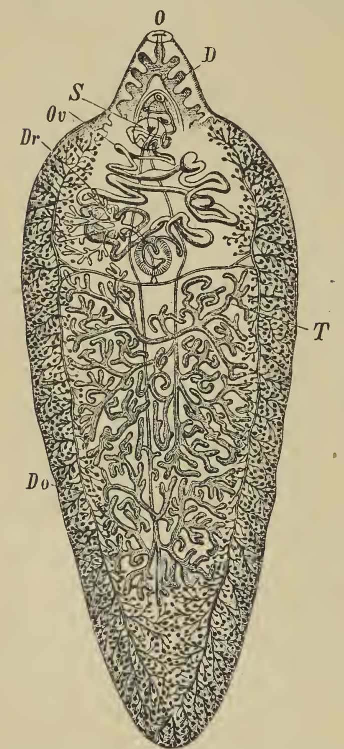


Fig. 355. *Fasciola (Distomum) hepatica* (nach Sommer). 3/1
O Mund, *D* Darmschenkel, *S* Bauchsaugnapf, *T* Hoden, *Do* Dotterstöcke, *Dr* Keimstock, *Ov* Oviduct.

Die Mundöffnung liegt fast stets am Vorderende, sehr häufig im Grunde eines kleinen Saugnapfes. Sie führt in einen muskulösen Pharynx, dem der Oesophagus folgt; letzterer setzt sich in den gabelig geteilten (Fig. 353), blindgeschlossenen Mitteldarm fort, dessen Schenkel verästelt (Fig. 128) und durch Kommissuren (Fig. 360) verbunden sein können.

Der *Exkretionsapparat* (Fig. 152) besteht aus zwei seitlichen, reich verzweigten und mit zahlreichen terminalen Wimperkölbchen ausgestatteten Längskanälen, die mittels unpaarer kontraktiler Blase am hinteren Körperende *(Digenea)* oder durch paarige dorsale Poren nahe dem vorderen Körperende *(Monogenea)* ausmünden.

Am *Nervensystem* (Fig. 354) unterscheidet man ein dorsal vom Oesophagus gelegenes Cerebralganglion; von ihm gehen außer vorderen Nerven sechs nach hinten den Körper durchziehende, mittels Querkommissuren verbundene Längsnervenstämme ab, unter denen das ventrale Paar das stärkste ist. Dazu tritt ein peripherer Nervenplexus. *Augen* kommen zuweilen bei freien Larven und bei den *Monogenea* vor. Ferner sind über den ganzen Körper verbreitet, in größter Menge aber in den Saugnäpfen Sinneszellen beoachtet, die in der Körpercuticula mit Endbläschen endigen (vgl. Fig. 367).

Die Trematoden sind mit seltener Ausnahme Zwitter. Trennung des Geschlechtes besteht bei den paarweise vereinten *Schistosomidae* (Fig. 364) sowie bei *Wedlia*, hier mit rudimentärem Hermaphroditismus.

In der Regel liegen männliche und weibliche Genitalöffnung nicht weit von der Mittellinie der Bauchfläche neben- oder hintereinander, dem vorderen Körperende ziemlich genähert, häufig auch am Hinterende oder lateral. Die männliche Geschlechtsöffnung (Fig. 353, 355) führt in einen das vorstülpbare Endstück (Cirrus) des Samenleiters umschließenden Sack

(Cirrusbeutel), dann folgen der doppelte Samenleiter und zwei große einfache oder mehrlappige Hoden. Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus dem Ovarium, welches in einen Keimstock und zwei Dotterstöcke zerfällt. Der Keimstock ist rundlich oder gelappt, die Dotterstöcke erfüllen als vielfach verzweigte Schläuche die Seitenteile des Körpers. Die Dottergänge münden in die als Ootyp bezeichnete Erweiterung am Anfange des geschlängelt verlaufenden Eierbehälters (Uterus). In den Ootyp führt ferner in der Regel ein besonderer am Rücken ausmündender Gang (Laurerscher Kanal), der oft mit einem Receptaculum versehen ist. Er ist der Vagina der Cestoden homolog, aber ein in Rückbildung begriffenes Organ. Die Begattung findet durch den Endabschnitt (Metraterm) des

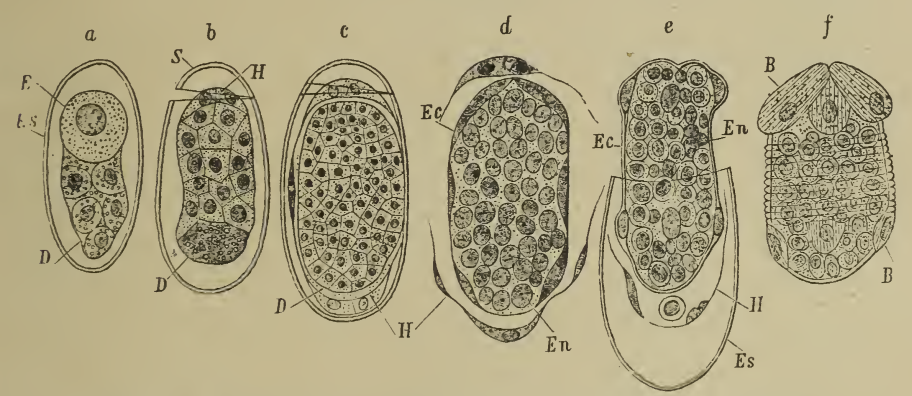


Fig. 356. Embryonalentwicklung der *Azygia* (*Distomum*) *tereticollis* (nach Schauinsland).

a Ungefurchtes Ei, *Es* Eischale, *E* Eizelle, *D* Dotterzellen. *b* Der Dotter größtenteils verbraucht zugunsten der Embryonalzellen, von denen sich am oberen Pole unterhalb des Deckels (*S*) zwei Hüllzellen (*H*) abheben. *c* Späteres Stadium, die Hüllmembran (*H*) umschließt den Embryo, der Dotter (*D*) fast gänzlich verbraucht. *d* Auftreten des Außenepithels (*Ec*), dessen große Kerne sich von denen der inneren Zellmasse (*En*) abheben. *e* Späteres Stadium. *f* Embryo vor dem Ausschlüpfen, *B* Borstenplatten mit ihren Kernen.

Uterus statt. Dagegen gibt es bei den *Monogenea* eine unpaare oder paarige funktionierende Vagina, die dem Laurerschen Kanal homolog ist, oder einen sekundären paarigen Befruchtungskanal (Ductus vaginalis Th. Odhner), der in die Dotterwege einmündet (z. B. *Polystomum).* In diesem Falle ist stets ein Canalis genito-intestinalis, eine Kommunikation zwischen weiblichen Leitungswegen und Darm vorhanden, die wahrscheinlich der Vagina, bezw. dem Laurerschen Kanale, homolog ist. Selbstbefruchtung scheint sehr häufig einzutreten. In dem mit Drüsen (sog. Schalendrüsen) versehenen Ootyp wird das Ei gebildet, indem eine Keimzelle nach Zutritt von Spermien aus dem Receptaculum seminis mit einer Anzahl von Dotterzellen zusammentritt und darauf von einer auch von den Dotterzellen gelieferten Schale umschlossen wird.

Im Uterus häufen sich die stets gedeckelten Eier oft in großer Menge an und durchlaufen hier die ersten Stadien der Embryonalbildung. In vielen Fällen beginnt jedoch die Furchung erst nach der Eiablage. Die meisten

Trematoden legen Eier ab, nur wenige sind lebend gebärend. Die ausschlüpfenden Jungen ähneln entweder bereits dem Muttertier *(Monogenea)* oder befinden sich auf einer viel einfacheren Entwicklungsstufe. Im ersteren Falle werden große Eier am Aufenthaltsorte des Muttertieres befestigt, in letzterem gelangen die relativ kleinen Eier an feuchte Plätze, meist in das Wasser.

Die Eizelle der *Fascicliden* erfährt eine unregelmäßig totale Furchung (Fig. 356) und führt zur Ausbildung eines soliden Embryonalstadiums, wobei die dem Ei apponierten Dotterzellen als Nährmaterial verbraucht werden. An dem Embryo hebt sich zunächst eine zellige Hüllmembran ab, die eine Keimhülle vorstellt und bei seinem Ausschlüpfen in der Eischale zurückbleibt. Am Embryo differenziert sich nunmehr ein oberflächliches, bewimpertes oder eine Cuticula bildendes Epithel, während von der zentralen Zellmasse die peripherischen Zellen sich abflachen und epithelartig an die Innenseite des Außenepithels anlegen, andere am Kopfende zur Anlage des Darmes sich ordnen, der übrige Teil unverändert bleibt und die Keimzellen liefert.

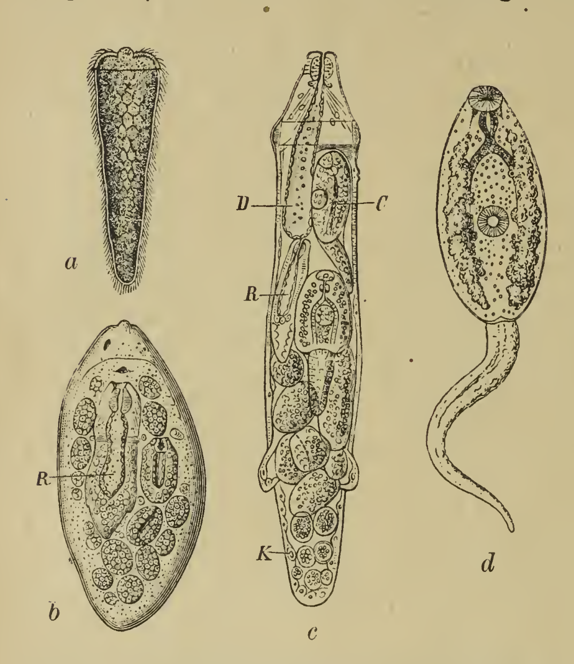


Fig. 357. Entwicklungszustände von *Fasciola hepatica*. *a* Miracidium. ca. $^{240}/_1$ — *b* Sporocyste mit Redien *(R)* im Innern (nach R. Leuckart). ca. $^{60}/_1$ — *c* Entwickelte Redie (nach Thomas). *D* Darm, *C* Cercarien, *R* Redie, *K* Keimzellen. $^{45}/_1$ — *d* Freie Cercarie (nach R. Leuckart). Neben dem Darm die großen Hautdrüsen. ca. $^{200}/_1$

Die postembryonale Entwicklung ist bei den *Monogenea* eine direkte oder eine Metamorphose, welche die durch Bewimperung und einfachere Organisation ausgezeichneten Larven an dem Aufenthaltsorte des Muttertieres, ausnahmsweise *(Polystomum)* an einem anderen Orte durchlaufen. Als sekundär verkürzte Entwickung ist die der meist im Darm von Wasservögeln parasitierenden *Holostomiden* anzusehen, deren bewimperte Larven in einen Zwischenwirt (Schnecke, Hirudinee, Fisch etc.) eindringen und sich hier in ein zweites Larvenstadium umwandeln, das sich encystiert und passiv in den Wirt des Geschlechtstieres übertragen wird.

Bei den übrigen *Digenea* findet sich eine mit Metamorphose verbundene Heterogonie. Die aus dem befruchteten Ei hervorgegangenen Larven (sog. *Miracidium*) (Fig. 357 u. 359) sind bewimpert und oft mit einem Augenflecke versehen, das dem Cerebralganglion aufliegt. Zwei

Nephridien sind vorhanden und eine Gruppe von Keimzellen (Eizellen) nimmt den hinteren Teil des Larvenkörpers ein. Während ihrer Schwärmzeit im Wasser suchen die Larven in einen neuen Wirt zu gelangen; doch gibt es auch Fälle passiver Überführung durch Vermittlung der Nahrung. In der Regel ist es eine Wasserschnecke, in deren Inneres die Miracidien eindringen, um nach Abwerfen des Wimperkleides zu einfachen oder verästelten Schläuchen ohne Mund und Darm (sog. *Sporocysten)* auszuwachsen (Fig. 233). Diese erzeugen aus den Keimzellen (parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern) die geschwänzten *Cercarien*, die Larven der Ge-

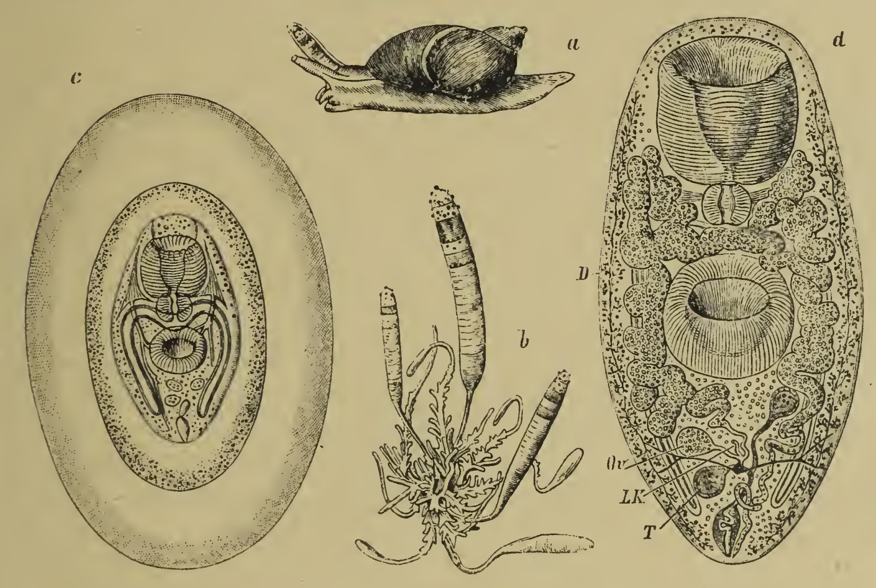


Fig. 358. Entwicklung von *Urogonimus macrostomus* (nach Heckert).

a Succinea putris (Bernsteinschnecke) mit dem reifen Schlauche eines *Leucochloridium* im rechten Fühler. $^1/_1$ *b* Leucochloridium paradoxum isoliert. ca. $^2/_1$ *c* Zur Übertragung reife Larve (schwanzlose Cercaria, sog. Cercariaeum) mit doppelter Hülle. *d* Geschlechtsreifes Tier. *D* Dotterstöcke, *T* Hoden, *Ov* Keimstock, die Ausmündungen der Leitungswege im hinteren Körperende, *LK* Laurerscher Kanal. ca. $^{40}/_1$.

schlechtstiere. Mit beweglichem, zuweilen gabelig gespaltenem Schwanzanhang, häufig auch mit Mundstachel, sowie zuweilen mit Augen ausgestattet, zeigen die Cercarien in ihrer Organisation bis auf die nur in der Anlage vorhandenen Geschlechtsorgane bereits große Übereinstimmung mit dem Geschlechtstier. In solcher Form verlassen sie selbständig den Leib ihres Trägers und bewegen sich teils kriechend, teils schwimmend im Wasser umher. Hier finden sie ein neues Wassertier (Schnecke, Wurm, Insektenlarve, Krebs, Fisch, Batrachier), in welches sie, unter Bohrbewegungen des vorderen Körperendes, unterstützt durch den kräftig schwingenden Schwanzanhang, eindringen, um nach Verlust des letzteren zu encystieren. Die im Innern einer Schnecke erzeugte Cercarienbrut zerstreut sich so auf zahlreiche Träger und aus den geschwänzten Cercarien sind die encystierten Jugendformen der Geschlechtsgeneration geworden, die mit dem Fleische

ihres Trägers in den Magen eines anderen Tieres und von da, ihrer Cyste befreit, in das Organ (Darm, Harnblase etc.) gelangen, in dem sie geschlechtsreif werden. Somit kommen in der Regel drei verschiedene Tiere als Träger in Betracht, deren Organe die verschiedenen Entwicklungsstadien (Keimschlauch, encystierte Form, Geschlechtstier) beherbergen. Die Übergänge von dem einen zum anderen werden teils durch selbständige Wanderungen (Miracidien, Cercarien), teils durch passive Übertragung (encystierte Jugendform) vermittelt.

Indessen können Abweichungen von dem allgemeinen Entwicklungsgang eintreten, sowohl Komplikationen als Vereinfachungen. Zuweilen entstehen als zweite Generation in den Sporocysten sog. *Redien* (mit reicher gegliedertem Körper und einfachem Darm). Aus den Keimzellen der Redien geht eventuell eine zweite Generation von Redien hervor, welche erst die Cercarien produzieren *(Fasciola hepatica)* (Fig. 357). Eine Vereinfachung tritt dadurch ein, daß die Einwanderung in den zweiten Zwischenträger unterbleibt und die Cercarie sich am Boden *(Paramphistomum subclavatum* und *cervi)* oder an Pflanzen *(Fasciola hepatica)* encystiert. Die Cercarie kann auch passiv mit Trinkwasser (nach Zarnik bei *Dicrocoelium lanceatum)* oder noch eingeschlossen in der Sporocyste (Leucochloridium der Bernsteinschnecke von *Urogonimus macrostomus* der Singvögel) (Fig. 358) durch Aufnahme mittels der Nahrung an den Ort des Geschlechtstieres gelangen. Dann entbehrt die Cercarie des Schwanzanhanges (sog. *Cercariaeum*). Letzterer Entwicklungsmodus dürfte mit dem Aufenthalte der Parasiten in Landtieren zusammenhängen.

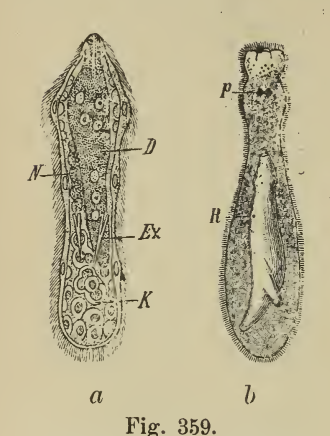


Fig. 359.
a Miracidium von *Paramphistomum subclavatum* (nach Looss). *D* Darm, *N* Nervensystem, *K* Keimzellen, *Ex* Exkretionsorgane. – *b* Miracidium von *Cyclocoelum (Monostomum) mutabile* (nach v. Siebold). *P* Augen, *R* Redie im Innern.

Auch kann bereits das freischwimmende Miracidium eine Redie erzeugen und diese vor Einwanderung in die Schnecke *(Cyclocoelum [Monostomum] mutabile, Typhlocoelum cucumerinum)* in sich bergen (Fig. 359 *b*). Ferner gibt es uneingekapselte junge Distomeen, welche in ihrem Träger nie geschlechtsreif werden, wie in der Linse und dem Glaskörper des Vertebratenauges, sowie im Gallertgewebe der Coelenteraten. Umgekehrt hat man encystierte Formen geschlechtsreif und in Eierproduktion gefunden.

1. Unterordnung. *Monogenea.* Ectoparasitische Trematoden, gewöhnlich mit zwei kleinen seitlichen Sauggruben am Vorderende, am hinteren Körperende kräftige, mit Sauggruben und häufig mit Klammerhaken ausgestattete Haftorgane. Die Entwicklung ist direkt oder eine einfache Metamorphose.

In der Gruppenbildung ist hier Th. Odhner gefolgt.

1. Sektion. *Monopisthocotylea.* Mit großer einheitlicher Haftscheibe am Hinterende und mit funktionierender echter Vagina, ohne Canalis genito-intestinalis.

Fam. *Tristomidae.* Körper scheibenförmig, mit zwei seitlichen Saugnäpfen am Vorderende und großer hinterer, zuweilen untergeteilter Saugscheibe. *Tristomum papillosum* Dies., *T. coccineum* Cuv., an den Kiemen von Xiphias gladius. *T. molae* Blanch., an den Kiemen von Mola mola.

Fam. *Monocotylidae.* Körper rundlich, ohne vordere Saugnäpfe, hintere Haftscheibe sehr klein oder groß und mit Haken. *Calicotyle kroyeri* Dies., in der Kloake von Raja-Arten. *Monocotyle myliobatis* O. Taschb. An den Kiemen von Myliobatis aquila. Hier schließt sich an *Udonella caligarum* Johnst. Auf Caligus.

Fam. *Gyrodactylidae.* Kleine Formen von schmalem Körper, mit großer hinterer Haftscheibe mit kräftigem Hakenapparat. *Gyrodactylus elegans* Nordm., an den Kiemen verschiedener Süßwasserfische. Der Körper birgt eine Tochter- und in dieser eingeschachtelt eine Enkel- und Urenkelgeneration. Die eingeschachtelten Generationen dürften paedogenetisch entstehen, die Entwicklung ist wahrscheinlich eine Heterogonie. *Dactylogyrus auriculatus* Nordm. An den Kiemen von Cyprinoiden. Mitteleuropa.

2. Sektion. *Polyopisthocotylea.* Mehrere bis zahlreiche Haftorgane am Hinterende, mit Ductus vaginalis und Canalis genito-intestinalis.

Fam. *Polystomidae.* Körper langgestreckt, ohne vordere Saugnäpfe, hintere Haftscheibe mit sechs meist in zwei seitliche Reihen angeordneten Saugnäpfen, oft mit Haken. *Polystomum* Zed. Mit vier Augen, ohne seitliche Sauggruben am vorderen Ende, mit sechs Saugnäpfen sowie zwei großen medianen Haken und 16 kleinen Häkchen an der hinteren Haftscheibe. *P. integerrimum* Fröl., in der Harnblase von Rana temporaria (Fig. 360). Die Entwicklungsgeschichte ist durch E. Zeller bekannt geworden. Die Eierproduktion beginnt im Frühjahre, wenn der Frosch sich zur Paarung anschickt, und währt 2—3 Wochen. Man kann dann leicht auch die Polystomen in Wechselkreuzung beobachten. Beim Eierlegen drängt der Parasit seinen Vorderleib mit der Geschlechtsöffnung durch die Harnblasenmündung nahe bis zum After. Die Embryonalentwicklung erfolgt im Wasser und nimmt eine Reihe von Wochen in Anspruch, so daß die jungen Larven erst ausschlüpfen, wenn die Kaulquappen bereits innere Kiemen gewonnen haben. Die teilweise bewimperten Larven (Fig. 361) sind Gyrodactylusähnlich und zeigen vier Augen sowie eine von 16 Häkchen umstellte Haftscheibe. Sie wandern nun in die Kiemenhöhle der Kaulquappen ein, verlieren die Wimperhaare und wachsen unter Bildung der beiden Mittelhaken sowie der Sauggruben auf der hinteren Haftscheibe zum jungen Polystomum aus, welches etwa 8 Wochen nach der Einwanderung in die Kiemenhöhle, zur Zeit, wenn diese zu veröden beginnt, durch Magen und Darm in die Harnblase übertritt und hier, freilich erst nach 3 und mehr Jahren, völlig geschlechtsreif wird. Ausnahmsweise und immer dann, wenn

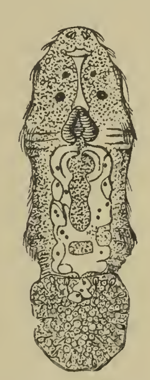


Fig. 361. Larve von *Polystomum integerrimum* (nach E. Zeller). $^{135}/_{1}$

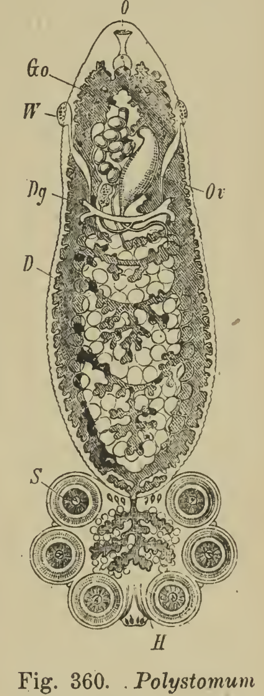


Fig. 360. *Polystomum integerrimum* (nach E. Zeller). ca. $^{20}/_{1}$ — O Mund, Go Genitalöffnung, D Darm, W Begattungsöffnungen (Seitenwülste), Dg Dottergänge, Ov Keimstock, S Saugnapf, H Haken.

die Larven in die Kiemen sehr junger Kaulquappen gelangen, werden sie schon in der Kiemenhöhle der letzteren geschlechtsreif. Dann bleiben die Formen sehr klein, entbehren der Begattungskanäle und Eibehälter und gehen nach Erzeugung von Eiern zugrunde, ohne in die Harnblase gelangt zu sein. *P. ocellatum* Rud., aus der Rachenhöhle von Emys. *Acanthonchocotyle (Onchocotyle) appendiculata* Kuhn, an den Kiemen von Hundshaien.

Fam. *Microcotylidae.* Mit zwei kleinen vorderen Saugnäpfen, hinteres Körperende beil- oder fußartig verbreitert mit zahlreichen kleinen Haftorganen. *Axine belones* Abildg., an den Kiemen von Belone. *Microcotyle labracis* Hesse et Bened. An den Kiemen von Morone labrax. *M. mormyri* Lorenz, an den Kiemen von Pagellus mormyrus.

Fam. *Octobothriidae (Octocotylidae).* Vordere Saugnäpfe am Eingange der Mundhöhle. Hintere Haftscheibe mit 4, 6 oder 8 Haftorganen, meist in paralleler

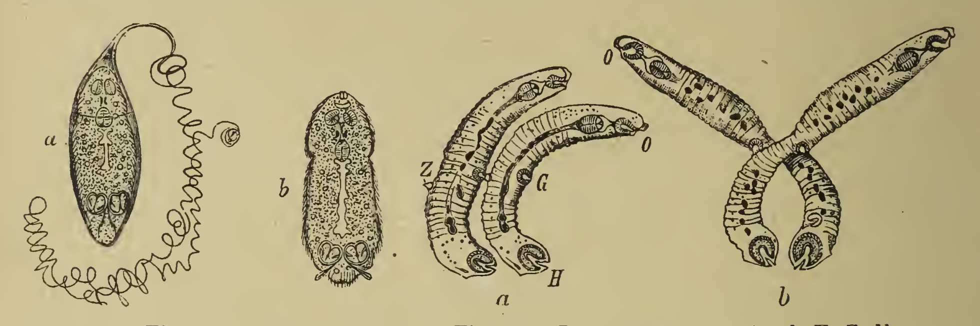


Fig. 362.
Ei *(a)* und Larve *(b)* von *Diplozoon* (nach E. Zeller). ca. 100/1

Fig. 363. Junges *Diplozoon* (nach E. Zeller).
a Zwei *Diporpen* im Beginn der Aneinanderheftung, *b* nach erfolgter gegenseitiger Aneinanderheftung. *O* Mund, *H* Haftscheibe, *Z* Zapfen, *G* Grube. ca. 100/1

Stellung, daneben zuweilen Chitinhaken. *Octobothrium (Octocotyle) lanceolatum* F. S. Leuck. An den Kiemen von Alosa. *Diplozoon paradoxum* Nordm., Doppeltier, an den Kiemen verschiedener Cyprinoiden. Zwei Einzeltiere zu einem x-förmigen Doppeltiere verwachsen. Am Hinterende eine viereckige Platte mit acht in zwei Längsreihen angeordneten Saugnäpfen. Augen fehlen. Im Jugendzustand als *Diporpa* solitär lebend, besitzen sie einen Bauchsaugnapf sowie einen Rückenzapfen. Die Eier werden im Frühjahr einzeln ausgestoßen. Die Larve besitzt zwei Augen und ist an den Seitenrändern und der Hinterleibsspitze bewimpert (Fig. 362). Gelangen die Larven an die Kiemen von Süßwasserfischen zur Ansiedelung, so werden sie durch den Verlust der Wimpern zur *Diporpa,* die erst später den charakteristischen Haftapparat erhält und Kiemenblut einsaugt. Die bald erfolgende Vereinigung zweier Diporpen geschieht in der Art, daß sich der Bauchsaugnapf jedes Tieres an den Rückenzapfen des anderen anheftet und mit diesem verwächst (Fig. 363). Zugleich tritt eine wechselseitige Verbindung der Vasa deferentia mit der Scheidenmündungen ein.

2. Unterordnung. *Digenea.* Entoparasitische Trematoden mit in der Regel nur einem oder zwei Saugnäpfen. Die Entwicklung ist eine mit Metamorphose und Wirtswechsel verbundene Heterogonie, seltener eine bloße Metamorphose mit Wirtswechsel. Die Geschlechtstiere vornehmlich im Darm der Wirbeltiere.

Die auf Zahl und Lage der Saugnäpfe basierte Einteilung wie *Monostomidae, Distomidae* etc. hat sich als künstlich erwiesen.

Fam. *Fasciolidae.* Mit Mundsaugnapf und mit meist an der vorderen Körperhälfte gelegenem Bauchsaugnapf. Genitalöffnung ventral oder am Seiten- oder Hinterrande gelegen. Hierher gehört die frühere Gattung *Distomum,* gegenwärtig in zahlreiche Gattungen und Familien aufgelöst.

Fasciola (Distomum) hepatica L. Leberegel (Fig. 355). Mit kegelförmigem Vorderende und zahlreichen stachelartigen Höckerchen an der Oberfläche des breiten blattförmigen Körpers. Bauchsaugnapf dem Mundsaugnapf genähert. Mit verästelten Darmschenkeln (Fig. 128), Genitaldrüsen ebenfalls verästelt. 20—30 *mm* lang. Lebt in den Gallengängen des Schafes und anderer Haustiere und erzeugt die sog. Leberfäule der Schafherden. Auch im Menschen kommt der Wurm gelegentlich vor und dringt sogar in die Pfortader und andere Venen ein. Der langgestreckte Embryo entwickelt sich erst nach längerem Aufenthalte des Eies im Wasser und hat einen kontinuierlichen Wimperüberzug sowie einen x-förmigen Augenfleck (Fig. 357). Die Entwicklung wird nach R. Leuckart und Thomas in Limnaea truncatula (minuta) durchlaufen, die Embryonen werden zu Sporocysten und diese erzeugen Redien. In den Redien entstehen entweder wieder Redien oder sogleich Cercarien, die, frei geworden, sich an Pflanzen encystieren und direkt mit der Pflanzenkost in den Träger des Geschlechtstieres übertragen werden. *Fasciolopsis buski* Lank. (*Distomum crassum* Busk), im Darm des Menschen in Ost- und Südasien, von bis 7 *cm* Länge. *Paragonimus westermanni* Kerb. (*D. pulmonale* Baelz), von plumper, dicker Körperform, 8—10 *mm lang,* bräunlichrot. In der Lunge des Menschen in China und Japan. *Clonorchis sinensis* Cobd. (*D. spathulatum* Leuck. pp.). Langgestreckt, nach hinten verbreitert, 6—13 *mm* lang. In der Leber, auch im Pankreas und Duodenum des Menschen, der Katze und des Hundes in Japan, Tonkin, Annam. *Heterophyes heterophyes* Sieb., bis 2 *mm* lang, im Darm des Menschen, der Katze und des Hundes in Ägypten. *Dicrocoelium lanceatum* Stiles u. Hassal (*lanceolatum* Rud.). Körper lanzettförmig, 8—10 *mm* lang, lebt mit Fasciola hepatica am gleichen Orte. Der Embryo ist birnförmig und nur an der vorderen Hälfte bewimpert, trägt auf dem zapfenförmig vorspringenden Scheitel einen Bohrstachel. Das Miracidium dürfte noch eingeschlossen von der Eihülle von einer Landschnecke aufgenommen werden. Nach Zarnik gelangen die freigewordenen Cercarien mit Wasser direkt in den Darm des Schafes. *Azygia tereticollis* Rud. im Magen und Darm von Esox lucius und Lucioperca sandra. *Opisthioglyphe ranae* Fröl. (*endolobum* Duj.) (Fig. 353) im Darme der Frösche und Salamander (mit *Cercaria armata* aus Sporocysten in Limnaea und Planorbis). *Gorgodera cygnoides* Zed., in der Harnblase von Amphibien mit *Cercaria macrocerca* aus Sporocysten in den Kiemen von Cyclas cornea. *Urogonimus macrostomus* Rud. (Fig. 358) am Kloakenrand von Vögeln; die in Succinea putris lebende verzweigte Sporocyste als *Leucochloridium paradoxum* bekannt. *Allocreadium isoporum* Looss, in Süßwasserfischen.

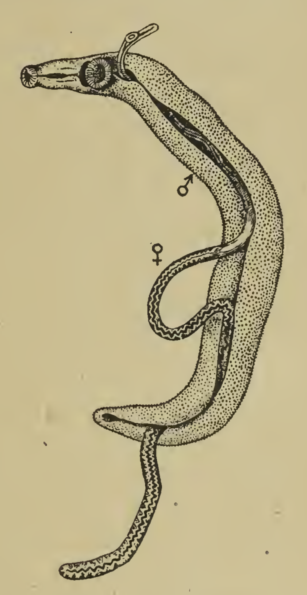


Fig. 364. *Schistosomum haematobium* (nach Looss). ca. 8/1 Weibchen (♀) im Canalis gynaecophorus des Männchens (♂).

Fam. *Schistosomidae.* Langgestreckte, getrennt geschlechtliche dimorphe Blutparasiten. Darmschenkel nach hinten sich zu einem unpaaren Abschnitt vereinigend. *Schistosomum (Bilharzia) haematobium* Bilharz (Fig. 364). Weibchen lang, fadenförmig, Männchen breit mit ventralwärts umgeschlagenen Seitenrändern, die einen Canalis gynaecophorus zur Aufnahme eines Weibchens bilden. Leben paarweise vereint in der

Pfortader, den Darm- und Harnblasenvenen des Menschen in Ägypten, Abessinien, Kapland. Durch die in die Schleimhautgefäße der Harnleiter, Harnblase und des Dickdarmes abgesetzten Eiermassen werden Entzündungen erzeugt, die oft Hämaturie zur Folge haben. *S. japonicum* Katsurada, in der Pfortader und den Mesenterialvenen des Menschen und der Katze in Japan. *Gigantobilharzia acotyla* Odhn. Ohne Saugnäpfe, Männchen bis 16·5 *cm*, Weibchen 35 *mm* lang. In den Darmvenen von Larus fuscus. Hier schließt sich an *Sanguinicola* M. Plehn. Ohne Saugnapf, hermaphroditisch. Im Herzen von Cypriniden.

Fam. *Didymozoidae.* In Cysten lebende Formen mit degeneriertem Darm und Exkretionssystem. Mit Mundsaugnapf, zuweilen auch Bauchsaugnapf. *Didymozoon scombri* O. Taschb. In Cysten in der Mundhöhlenschleimhaut von Scomber scombrus. *Wedlia bipartita* Wedl, getrennt geschlechtlich, aber mit rudimentärem Hermaphroditismus. Paarweise in Cysten, das männliche Individuum im sackartigen Hinterleibe des weiblichen steckend. Kiemen des Thunfisches. *Köllikeria okeni* Köll. Mit rudimentärem Bauchsaugnapf. In der Kiemenhöhle von Brama raji.

Fam. *Cyclocoelidae.* Von ovalgestreckter oder rundlicher Körperform, ohne Mundsaugnapf, zuweilen mit rudimentärem Bauchsaugnapf. Darmschenkel hinten ineinander übergehend. *Cyclocoelum (Monostomum) mutabile* Zed. In der Leibeshöhle von Gallinula chloropus. *Typhlocoelum cucumerinum* Rud. (*flavum* Mehl.). Mit Rudiment eines Bauchsaugnapfes. In der Nasenhöhle und Luftröhre verschiedener Enten. Entwickelt sich aus *Cercaria ephemera* von Planorbis.

Fam. *Paramphistomidae.* Saugnapf am hinteren Körperende. *Paramphistomum cervi* Zed. (*Amphistomum conicum* Rud.), im Magen der Wiederkäuer. *P. (Diplodiscus) subclavatum* Goeze, im Enddarm von Amphibien.

Fam. *Holostomidae.* Mund- und Bauchsaugnapf klein, dagegen ein besonderer Haftapparat hinter dem Bauchsaugnapfe im vorderen Körperteile ausgebildet. Entwicklung bloß eine Metamorphose mit zwei Larvenformen und Wirtswechsel. *Holostomum sphaerula* Duj., im Darm von Corvus und anderen Vögeln. *Hemistomum* Dies.

Fam. *Aspidogastridae.* Mit großem bauchständigen, in zahlreiche Gruben untergeteiltem Saugnapf oder zahlreichen einreihig angeordneten Saugnäpfen. Darm einfach sackförmig. Mund vorderständig, ohne Saugnapf. Entwicklung eine einfache Metamorphose. *Aspidogaster conchicola* C. Baer, mit großem ventralen untergeteilten Saugnapf. In Nieren und Herzbeutel von Anodonta und Unio. *Stichocotyle nephropis* J. T. Cunningham. Mit bis 30 einreihig längs der Ventralseite angeordneten Saugnäpfen. In den Gallengängen von Raja clavata. Jugendform in Cysten in Nephrops und Homarus americanus. Schweden.

Fam. *Gasterostomidae.* Mit in der Mitte der Bauchfläche gelegener Mundöffnung und einfach sackförmigem Darm. Am vorderen Körperende ein Saugnapf sowie tentakelartige Fortsätze. *Gasterostomum fimbriatum* Sieb., im Darm verschiedener Süßwasserfische. Die reich verzweigte Sporocyste in der Teich- und Flußmuschel und Dreissensia. Die Cercaria mit tief gabelig gespaltenem Schwanz als *Bucephalus polymorphus* bekannt.

3. Ordnung. **Cestodes, Bandwürmer.**[1])

Langgestreckte entoparasitische Plattwürmer ohne Darm, mit Haftorganen an dem als Kopf unterschiedenen Vorderende, meist mit Proglottidenbildung.

---

[1]) Außer Pallas, Zeder, Bremser, Rudolphi, Küchenmeister, Diesing, v. Siebold vgl. P. J. van Beneden, Les vers cestoides. Bruxelles 1850. G. Wagener, Die Entwicklung der Cestoden. Nov. Act. Leop.-Car. T. XXIV. Suppl. 1854. R. Leuckart, Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Gießen 1856. Die menschlichen Parasiten. 2. Aufl. 1879—1886. I. F. Sommer u. L. Lan-

An dem Körper der Cestoden (Fig. 365) lassen sich mit seltenen Ausnahmen der den Vorderleib bildende *Scolex* sowie eine größere oder geringere Anzahl Gliedstücke, die *Proglottiden*, unterscheiden. Der Scolex zeigt einen Kopfabschnitt, der die zur Befestigung des Bandwurmes im Wirtstiere dienenden Haftorgane trägt, sowie einen Halsteil; jede Proglottis enthält die Organe des Hinterleibes, darunter den Genitalapparat. Die Proglottiden entstehen am Halsteile des Scolex in kontinuierlicher Reihenfolge, während die das Hinterende des Bandwurmes einnehmenden ältesten Gliedstücke abgestoßen werden. Die ganze Bandwurmkette repräsentiert ein einfaches Individuum, den Scolex mit vermehrter Zahl hinterer Körperabschnitte, welche durch vorzeitige Regeneration des abgestoßenen hinteren Körperabschnittes entstanden sind, entgegen der von Steenstrup begründeten Auffassung, die in dem Bandwurm eine Kette von Einzelindividuen, einen Tierstock sieht. Die Richtigkeit ersterer Auffassung ergibt sich aus der Existenz von Cestoden *(Caryophyllaeus, Amphilina)*, bei denen der Hinterleib mit dem Genitalapparat bloß in einfacher Zahl vorhanden in dauernder Verbindung mit dem Scolex steht und damit ein Verhältnis wie bei den Trematoden aufweist, von denen die Cestoden durch Verlust des Darmkanales abzuleiten sind und deren blattförmige Körpergestalt wenige Cestoden *(Amphilina, Gyrocotyle)* wiederholen.

Der sekundär zweistrahlig radiär gebaute Kopf trägt die Haftorgane. Diese sind entweder vier schalenförmige, an den vier Ecken des Kopfes

---

dois, Ueber den Bau der geschlechtsreifen Glieder von Bothriocephalus latus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1872. F. Sommer, Ueber den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Taenia mediocanellata Kchm. und T. solium L. Ebendas. XXIV. 1874. Th. Pintner, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers. Arb. zool. Inst. Wien. III. 1880. Neue Beiträge zur Kenntnis des Bandwurmkörpers. Ebendas. IX. 1890. Studien über Tetrarhynchen etc. I—III. Sitzungsb. Akad. Wien. 1893—1903. Vorarbeiten zu einer Monographie der Tetrarhynchoideen Ebendas. 1913. Ed. van Beneden, Recherches sur le Développement embryonnaire de quelques Ténias. Arch. de Biol. II. 1881. M. Braun, Zur Entwicklungsgeschichte des breiten Bandwurmes (Bothriocephalus latus). Würzburg 1883. Hugo Schauinsland, Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Jen. Zeitschr. XIX. 1886. Fr. Zschokke, Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes. Génève 1888. O. Hamann, In Gammarus pulex lebende Cysticercoiden mit Schwanzanhängen. Jen. naturw. Zeitschr. 1889. B. Grassi e G. Rovelli, Ricerche embriologiche sui Cestodi. Catania 1892. E. Zernecke, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Zool. Jahrb. IX. 1895. W. L. Tower, The Nervous System in the Cestode Moniezia expansa. Zool. Jahrb. XIII. 1900. G. Bugge, Zur Kenntnis des Excretionsgefäßsystems der Cestoden und Trematoden. Zool. Jahrb. XVI. 1902. F. Kunsemüller, Zur Kenntnis der polycephalen Blasenwürmer etc. Ebendas. XVIII. 1903. C. v. Janicki, Über die Embryonalentwicklung von Taenia serrata. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVII. 1907. O. Fuhrmann, Die Systematik der Ordnung der Cyclophyllidea. Zool. Anz. 1907. Die Cestoden der Vögel. Zool. Jahrb. Suppl. X. 1908. Vgl. ferner: M. Braun, Cestodes. Bronn's Klassen u. Ordn. d. Thierr., 1894—1900, sowie die Schriften von R. Blanchard, Moniez, Mrázek, Zograf, Monticelli, Linstow, Stiles, Blochmann, Niemiec, Lühe, Lönnberg, Wolffhügel, Spencer, Watson, Beddard u. a.

stehende Saugnäpfe (Acetabula), wie bei den *Taeniiden* (Fig. 366), oder mehr freibewegliche Sauggruben (Bothridien), welche bei den *Bothriocephalidea* in Zweizahl, bei den *Tetraphyllidea* in Vierzahl und zuweilen gestielt auftreten. Außerdem können Haken in verschiedener Anordnung vorkommen; dieselben stehen bei manchen *Taeniiden* in einem Kranz an dem sog. *Rostellum*, einem an dem Scheitel des Kopfes sich findenden muskulösen Zapfen. Durch den Besitz von vier vorstülpbaren, mit Widerhaken besetzten Rüsseln sind die *Rhynchobothriidae* ausgezeichnet (Fig. 369). Tentakelförmige Fortsätze sind nur bei *Polypocephalus* bekannt. Selten fehlen besondere Haftorgane, wie bei *Caryophyllaeus*, dessen verbreiterter Kopf mit seinem gefalteten Rande die Befestigung vermittelt (Fig. 378).

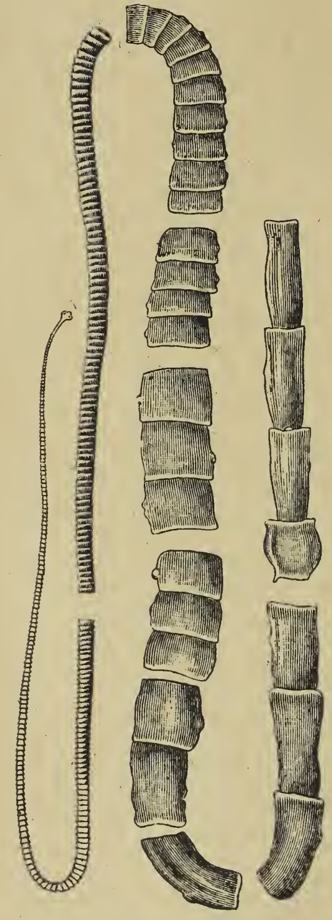


Fig. 365. *Taenia saginata* (nach R. Leuckart). 1/1

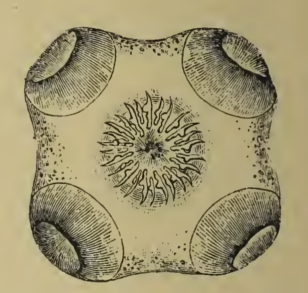


Fig. 366. Kopf von *Taenia solium*, von der Scheitelfläche gesehen. ca. 40/1
In der Mitte das Rostellum mit Hakenkranz, an den vier Ecken die Saugnäpfe.

Die am Halsteile des Scolex entstehenden Proglottiden erscheinen anfangs als kurze, undeutlich abgesetzte Querringel, die sich mit der Entfernung vom Scolex bestimmter abgrenzen. Die hintersten und ältesten Proglottiden besitzen den größten Umfang. Sie lösen sich einzeln oder in Gruppen *(Dibothriocephalidae)* ab, entweder nach erlangter voller Reife oder vor derselben; im letzteren Falle wachsen die abgelösten Proglottiden im Darm weiter heran. Bei einigen Cestoden *(Ligula, Triaenophorus)* unterbleibt die Proglottidenbildung als äußere Gliederung, sie ist aber in der Wiederholung der inneren Organe ausgeprägt, ein Zustand, welcher als sekundär aus dem ersteren abzuleiten ist.

Der Körper der Cestoden wird von einer Cuticula bedeckt, welche in der Regel einen feinen Härchenbesatz trägt (Fig. 367). Die Epithelzellen der Haut sind wie bei den Trematoden in das darunterliegende bindegewebige Parenchym tief eingesenkt und reichen nur mit Fortsätzen an die Cuticula, unter der sie sich zu einer kontinuierlichen Plasmalage vereinigen. Das Parenchym besteht aus vielfach verzweigten Bindegewebs-

zellen, deren Fortsätze mit einer von ihnen abgeschiedenen Zwischensubstanz ein die übrigen Organe stützendes Maschenwerk bilden. Diesem sind auch die Muskeln angelagert; die Bildungszellen letzterer sind zuweilen bloß durch Fortsätze mit den Fasern in Verbindung. Im Parenchym finden sich bei fast allen Cestoden kleine geschichtete Kalkkonkremente, welche in besonderen Parenchymzellen abgeschieden werden. Ihre Bedeutung steht nicht sicher. Auch Hautdrüsen kommen vor.

Das Nervensystem der Cestoden besteht aus einem im Kopfe gelegenen paarigen Gehirnganglion, von dem nach hinten zwei starke, in den Seiten des ganzen Körpers verlaufende Längsnervenstränge ausgehen. Dazu kommen weitere acht Längsnervenstämme. Von diesen sind bei *Taenien* zwei dorsale und ventrale Begleitnerven der Seitennervenstränge, je zwei verlaufen an der Dorsal- und Ventralfläche. Alle zehn Längsnervenstränge sind durch Kommissuren verbunden. Im Kopfe stehen sie durch eine Ringkommissur untereinander und durch weitere Kommissuren mit dem Cerebralganglion in Verbindung. Nach vorn gehen in den Kopf sog. Apicalnerven ab, die sich häufig abermals in einer Ringkommissur (Rostellarring) vereinigen. Dem peripheren Nervensystem gehört ein oberflächlicher subepithelialer Nervenplexus an. Von Sinnesorganen kennt man Sinneszellen, deren Fortsätze in der Cuticula mit einem Endbläschen endigen (Fig. 367).

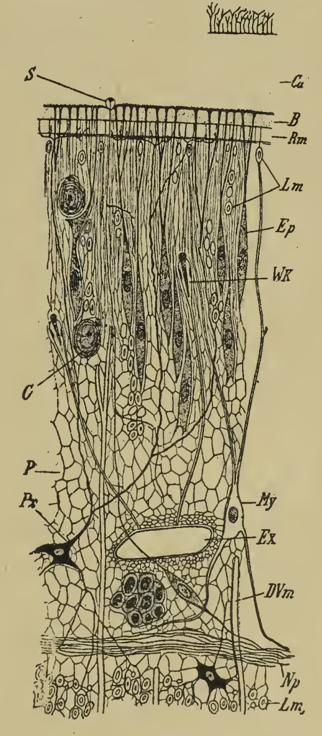


Fig. 367. Teil eines Querschnittes durch *Ligula*, schematisch (nach Blochmann).

Cu Cuticula, an einer Stelle mit Härchenbesatz, *Ep* Epithel der Haut, *Rm* Ring-, *Lm*, *Lm*, Längs-, *DVm* Dorsoventralmuskeln, *My* Myoblast, *Np* Nervenplexus, *S* Endigung einer Sinneszelle, *P* Parenchym, *Pz* Parenchymzelle, *B* Basalmembran, *C* Kalkzelle, *Ex* Exkretionsgefäß mit Endkölbchen *(WK)*.

Der Darmkanal fehlt. Die Aufnahme der resorptionsfähigen Nahrungsflüssigkeit erfolgt durch die Haut.

Sehr reich ist das Exkretionssystem ausgebildet. Es sind ursprünglich je zwei (ein dorsaler und ventraler) an den Seiten verlaufende Längskanäle vorhanden, die im Kopfe durch Querschlingen in einander übergehen (Fig. 368, 369). In den Proglottiden sind die ventralen Stämme stärker als die dorsalen, welche auch obliterieren können. Häufig stehen die Längskanäle durch Queranastomosen in den einzelnen Proglottiden in Verbindung (Fig. 370). Die Längskanäle sind die Sammelgänge sehr zahlreicher, im Parenchym verbreiteter Endkölbchen (Fig. 153). In manchen Fällen (*Ligula*, *Caryophyllaeus* u. a.) spalten sich die Längsstämme in zahlreiche Längsgefäße, die

durch Anastomosen verbunden sind; dazu tritt hier sowie auch in anderen Fällen ein oberflächlich gelegenes Gefäßnetz. Die Ausmündung des Exkretionssystems liegt am hinteren Leibesende, bezw. am Hinterrande des letzten Gliedes, an dem im ersteren Falle eine kleine Blase die Längsstämme aufnimmt. Auch können im Vorderende oder im ganzen Verlaufe des Bandwurmes sekundäre Öffnungen vorhanden sein.

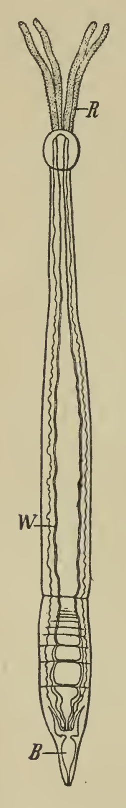


Fig. 369. Junger *Eutetrarhynchus ruficollis* mit beginnender Proglottidenbildung.

R Rüssel, W Exkretionskanäle, B Endblase des Exkretionssystems (nach einer Zeichnung von Pintner).

Die Cestoden sind hermaphroditisch, nur *Dioecocestus* ist getrennt geschlechtlich. Jede Proglottis enthält einen vollständigen zwitterigen Genitalapparat; doch bleiben häufig die zuerst entstandenen Proglottiden steril. Der männliche Genitalapparat (Fig. 370, 371) besteht aus zahlreichen kugeligen Hodenbläschen, welche der Dorsalseite zugekehrt sind und deren Vasa efferentia in einen gemeinsamen Ausführungsgang münden. Das geschlängelte Ende des letzteren liegt in einem muskulösen Beutel *(Cirrusbeutel)* und kann aus demselben als sog. *Cirrus* durch die Geschlechtsöffnung hervorgestülpt werden. Letzterer erscheint häufig mit rückwärts gerichteten Spitzen besetzt und dient als Kopulationsorgan. Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus einem Keimstock, dessen Ausführungsgang (Keimleiter) oft mit einer muskulösen Erweiterung (Schluckapparat) beginnt, durch welche die Keimzellen weiter befördert werden. In seinem ferneren Verlaufe nimmt der weibliche Genitalgang den Ausführungsgang des paarigen oder unpaaren Dotterstockes (Eiweißdrüse) sowie die Mündungen der sog. Schalendrüsen auf und setzt sich in den Uterus fort, der in vielen Fällen *(Bothriocephaloidea, Caryophyllaeus)* einen gewundenen Gang mit einer Ausmündung auf der Ventralfläche der Proglottis bildet (Fig. 381), sonst blind geschlossen ist (Fig. 370). Im letzteren Falle bildet der Uterus bei seiner Füllung mit Eiern Seitenäste (Fig. 371) oder zerfällt in zahlreiche Säckchen *(Dipylidium, Davainea)*; dabei atrophieren in der Regel die beiderlei Keimdrüsen bis auf geringe Reste. Dem weiblichen Genitalapparat ist noch der an einer Stelle zu einem Receptaculum seminis anschwellende Begattungskanal (Vagina) zuzurechnen, welcher in der Regel dicht neben der männlichen Geschlechtsöffnung meist in einen gemeinsamen umwallten Genitalporus ausmündet. Bisweilen

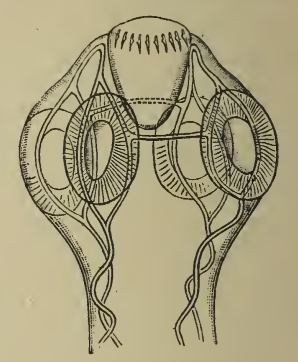


Fig. 368. Kopf einer *Taenia* mit den Exkretionsgefäßen (nach einer Zeichnung von Pintner).

liegt dieser auf der Bauchfläche der Proglottis *(Dibothriocephalus)*, zumeist am Seitenrande (meiste *Cyclophyllidea*) und dann meist alternierend bald rechts, bald links. Es kommt auch vor, daß in jeder Proglottis der Genitalapparat zu einem rechten und linken entweder vollständig *(Diplogonoporus, Moniezia)* oder teilweise (bei *Dipylidium* u. a. bis auf den Uterus) verdoppelt ist; dann sind auch zwei Genitalpori vorhanden.

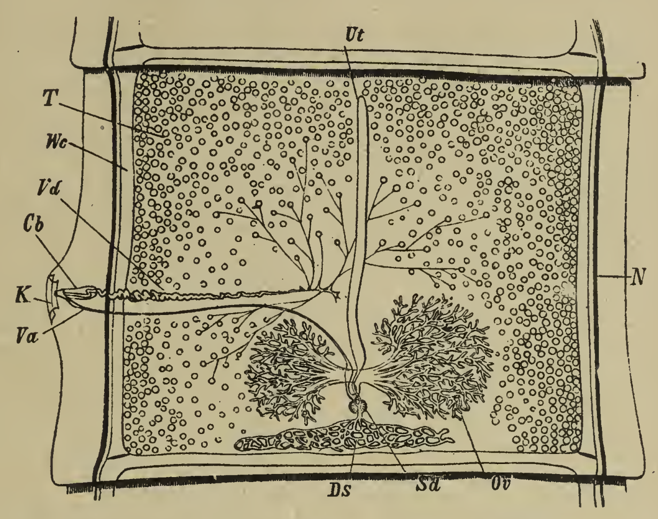


Fig. 370. Proglottis von *Taenia saginata* im Stadium männlicher und weiblicher Reife (nach Sommer, verändert). ca. 10/1
Ov Keimstock, *Ds* Dotterstock (Eiweißdrüse), *Sd* Schalendrüse, *Ut* Uterus, *T* Hodenbläschen, *Vd* Vas deferens, *Cb* Cirrusbeutel, *K* Genitalporus, *Va* Begattungskanal, *Wc* Excretionsgefäß, *N* Nervenstrang.

Mit dem Wachstume der Glieder, deren Größe mit der Entfernung vom Kopf zunimmt, schreitet die geschlechtliche Ausbildung allmählich von vorn nach hinten vor. Wohl allgemein tritt die männliche Geschlechtsreife früher als die weibliche ein. Im weiteren Verlaufe dieses Entwicklungsvorganges werden die Eier befruchtet und in den Fruchtbehälter übergeführt, welcher, je mehr er sich mit Eiern füllt, seine charakteristische Form und Größe erhält. Nur die letzten, zur Trennung reifen Proglottiden haben sämtliche Phasen der geschlechtlichen Entwicklung durchlaufen.

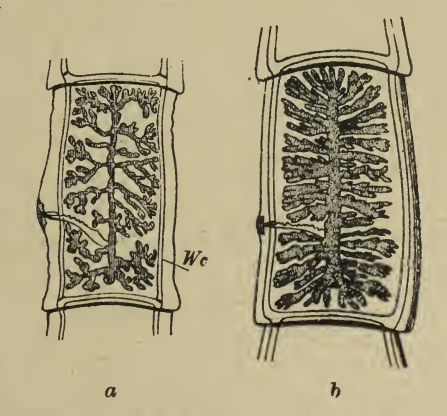


Fig. 371. Zur Trennung reife Proglottis.
a von *Taenia solium* (nach Sommer, verändert), *b* von *Taenia saginata; Wc* Excretionskanal. ca. 3/1

Die Eier der Cestoden sind von runder oder ovaler Form und geringer Größe. Die Embryonalentwicklung beginnt bei den *Taenien* früh zur Zeit der Bildung der Eischale und wird bis zum Larvenstadium im mütterlichen Körper durchlaufen. Gleiches gilt für jene *Bothriocephaloideen*, welche dünnschalige Eier produzieren, während bei den *Bothriocephaloideen* mit dickschaligen Eiern die Embryonalentwicklung erst nach Ablage der Eier im Wasser erfolgt. Die Vorgänge der Embryonalentwicklung verhalten sich ähnlich wie

bei den Trematoden. Auch hier wird eine Hüllmembran gebildet, welche beim Ausschlüpfen des Embryos in der Eihülle zurückbleibt. Innerhalb der ersteren wird der mit sechs Häkchen ausgestattete Embryo von einer weiteren epithelialen Hülle umgeben; diese gestaltet sich beim Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei zu einem häufig mit langen feinen Wimpern besetzten Mantel (Fig. 372 *a*), mittels dessen die Larve im Wasser flottiert (die meisten *Bothriocephaloidea),* oder zu einer festen, aus Stäbchen aufgebauten cuticularen Embryonalschale *(Taeniiden)* (Fig. 373 *a*). Die von diesen Hüllbildungen eingeschlossene, mit sechs Embryonalhäkchen versehene Larve, die *Oncosphaera,* ist von kugeliger oder ovaler Gestalt (Fig. 373 *b*) und wandelt sich dann in ein *Finnenstadium* um.

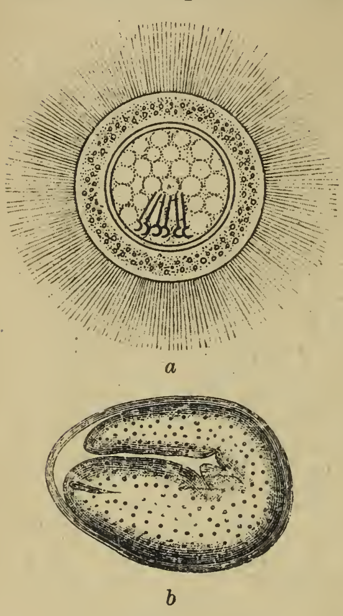


Fig. 372.
a freischwimmende Larve von *Dibothriocephalus latus* (nach Schauinsland). — *b* Plerocercoid eines *Dibothriocephalus* aus dem Stint (nach R. Leuckart).

Die Entwicklung der Larve zum geschlechtsreifen Bandwurm erfolgt mit seltener Ausnahme nicht an demselben Aufenthaltsorte. Als Regel kann eine, zuweilen *(Taenia coenurus* und *echinococcus)* mit Metagenese verbundene Metamorphose gelten, deren aufeinanderfolgende Stadien an verschiedenen Wohnplätzen leben, in verschiedenen Tierarten die Bedingungen ihrer Ausbildung finden und passiv, seltener durch aktive Wanderungen übertragen werden.

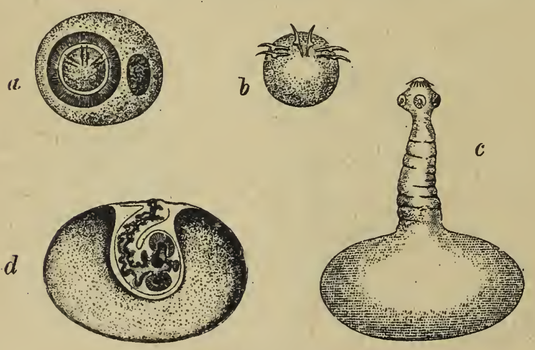


Fig. 373.
Entwicklungsstadien *a—c* von *Taenia solium*, *d* von *Taenia saginata* (*a* und *d* nach Leuckart). *a* Embryo von der cuticularen Embryonalschale und der Hüllmembran umschlossen, $^{450}/_{1}$ *b* freigewordene Oncosphaera, *c* Finne mit ausgestülptem Scolex, *d* Finne im Längsschnitt mit noch eingestülptem Scolex. $^{3}/_{1}$

Sehr einfach gestaltet sich die Entwicklung bei *Dibothriocephalus,* indem die im Wasser freischwimmende Oncosphaera nach Verlust des Wimpermantels in einem Zwischenwirt (Fisch) sich zu einer Finne von der Gestalt des Scolex mit eingezogenem Kopf (sog. *Plerocercoid*) umwandelt (Fig. 372 *b*). Bei den *Taenien* verlassen die Larven gewöhnlich noch eingeschlossen in den Proglottiden mit diesen den Darm des Bandwurmträgers und gelangen auf Düngerhaufen, an Pflanzen oder auch in das Wasser und von hier aus mittels der Nahrung in den Magen pflanzen-

fressender oder omnivorer Tiere. Nachdem in dem neuen Träger die feste Embryonalschale durch die Einwirkung des Magensaftes verdaut oder gesprengt worden ist, bohrt sich die im Magen oder Darm freigewordene Oncosphaera (Fig. 373) mittels ihrer sechs in Paaren angeordneten Häkchen in die Magen- und Darmgefäße ein. In diesen werden die Oncosphaeren passiv mit der Blutwelle fortgetrieben und in den Kapillaren der verschiedensten Organe, als Leber, Lunge, Muskeln, Gehirn etc., abgesetzt und wachsen nach Verlust ihrer Häkchen, in der Regel von einer bindegewebigen Cyste umkapselt, zu Bläschen mit wandständigem Parenchym und wässerigem Inhalte aus. Die Blase wird zum *Blasenwurm (Cysticercus)*, indem von ihrer Wand der Scolex nach innen im rückgestülpten Zustand auswächst. Beim Finnenzustand *(Coenurus)* der *Taenia coenurus* entstehen zahlreiche Scoleces an der Blasenwand. Die als *Echinococcus* bekannte große Finnenblase der *Taenia echinococcus* kann nach innen oder nach außen Tochter- und Enkelblasen produzieren. An diesen Blasen nehmen die Scoleces in besonderen kleinen Brutkapseln ihren Ursprung (Fig. 374). Die Brutkapseln sind umgewandelte Scoleces und können sich in Tochterblasen umwandeln. Die Zahl der von einem Embryo entsprossenen Scoleces ist hier eine enorme und die aus demselben hervorgegangene Mutterblase kann einen sehr beträchtlichen Umfang, nicht selten die Größe eines Kindskopfes erreichen, dabei infolge des in verschiedenen Richtungen ungleichen Wachstums eine unregelmäßige Form gewinnen. Dafür bleibt aber der zugehörige Bandwurm sehr klein und trägt meist nur eine einzige reife Proglottis (Fig. 375). Knospenbildung findet sich noch bei einigen Cysticerken und Cysticercoiden (vgl. Fig. 377 *a*).



Fig. 375. *Taenia echinococcus* (nach R. Leuckart). $^{12}/_{1}$

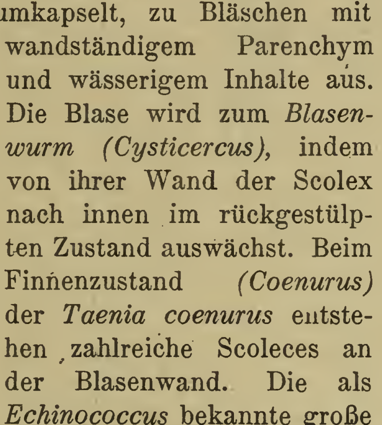


Fig. 374.
a Schematische Darstellung eines proliferierenden *Echinococcus* (nach R. Leuckart). — *b* *Echinococcus*-Scoleces noch im Zusammenhange mit der Wand der Brutkapsel, der eine ausgestülpt. *Vc* Excretionskanäle.

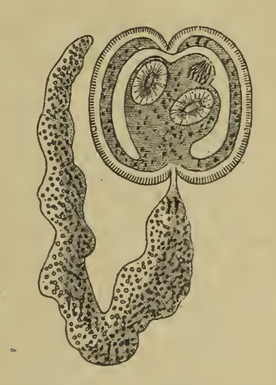


Fig. 376. Cysticercoid von *Hymenolepis sinuosa* aus Gammarus pulex (nach Hamann).

Im Träger des Finnenzustandes, dem sog. Zwischenwirt, scheint sich der Scolex niemals zu dem geschlechtsreifen Bandwurm auszubilden, wenngleich derselbe in manchen Fällen zu einer ansehnlichen Länge auswächst und Proglottiden anlegt (*Cysticercus fasciolaris* der Hausmaus). Die Finne muß erst in den Darm des definitiven Wirtes gelangen, um sich zum geschlechtsreifen Zustande entwickeln zu können. Diese Übertragung erfolgt auf passivem Wege durch den Genuß des finnigen Fleisches oder der mit Blasenwürmern infizierten Organe. Nach Verdauung der Blase im Magen wird der *Scolex* frei und tritt in den Dünndarm ein, heftet sich an der Darmwand fest und wächst zur gegliederten Bandwurmform aus.

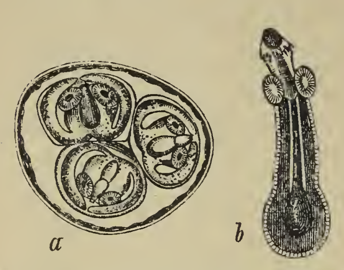


Fig. 377. *Echinococcus*-ähnliches Cysticercoid aus der Leibeshöhle des Regenwurmes (nach Metschnikoff).

a Brutkapsel mit drei Cysticercoiden, *b* Cysticercoid mit ausgestülptem Kopf.

Bei vielen *Cyclophyllidea* sowie bei *Caryophyllaeus* wird der Cysticercus durch eine *cysticercoide* Form vertreten; an der sich meist ein die Embryonalhäkchen tragender Anhang von einem vorderen Abschnitt mit dem eingestülpten Scolex abhebt (Fig. 376, 377). Cysticercoiden finden vornehmlich in der Leibeshöhle wirbelloser Tiere die Bedingungen zur Entwicklung und wurden bisher in Gammariden, Cyclops, Insekten (Mehlwurm, Silpha, Ohrwurm, Floh, Hundelaus), Nacktschnecken und Oligochaeten (Regenwurm und Tubifex) gefunden. In seltenen Ausnahmsfällen können sie auch im Körper des Bandwurmträgers vorkommen, so daß dann die Entwicklung ohne Zwischenwirt erfolgt, nach Grassi und Rovelli bei *Hymenolepis (Taenia) murina* und deren Cysticercoid in den Darmzotten der Ratte, ferner bei dem in der Leibeshöhle von Tubifex lebenden, wie ein Cysticercoid gestalteten *Archigetes*.

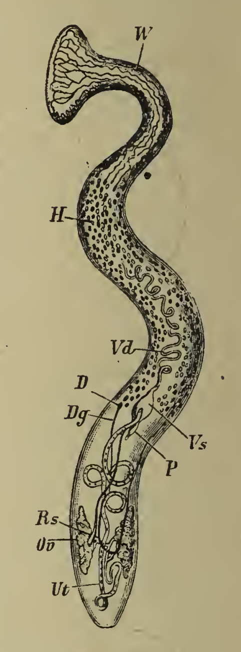


Fig. 378. *Caryophyllaeus mutabilis* (nach V. Carus, Icones).

H Hoden, *Vd* Vas deferens, *Vs* Vesicula seminalis, *P* Penis, *Ov* Ovarium, *D* Dotterstock, *Dg* Dottergang, *Ut* Uterus, *Rs* Receptaculum seminis, *W* Excretionsorgane. 3/1

Im Vergleich zum Cysticercus entspricht das Cysticercoid einem ursprünglicheren Zustande. Den Cysticercus werden wir als sekundär veränderte Larvenform, bei welcher die mächtige Blase des Hinterleibes zu einer umfangreichen Schutzhülle des Scolex geworden ist, aufzufassen haben.

Die Cestoden leben im geschlechtsreifen Zustande mit seltenen Ausnahmen befestigt im Darmkanal der Wirbeltiere.

In der folgenden systematischen Übersicht ist zum Teil der von M. Braun und Fuhrmann gegebenen Gruppierung gefolgt.

1. Tribus. *Trematodimorpha.* Körper trematodenähnlich, mit kleiner Rüsselpapille am Vorderende. Genitalapparat in einfacher Zahl. Uterus mit Öffnung. Die Larve besitzt 10 Häkchen. Werden auch im System allen übrigen Cestoden als *Cestodaria* gegenübergestellt.

Fam. *Amphilinidae.* Körper blattförmig, die Oberfläche mit zahlreichen wabenartigen Grübchen. *Amphilina foliacea* Rud. In der Leibeshöhle von Acipenseriden. Wahrscheinlich eine geschlechtsreif gewordene Cestodenlarve (Pintner).

Fam. *Gyrocotylidae.* Die Seitenränder des Körpers krausenartig gefaltet; am Hinterende ein von einer Krause umsäumter Trichter. *Gyrocotyle (Amphiptyches) urna* Wgenr., im Darm von Chimaera.

2. Tribus. *Caryophylloidea.* Von gestrecktem Körper, Genitalapparat in einfacher Zahl. Uterus und Vagina münden durch einen gemeinsamen Gang aus.

Fam. *Caryophyllaeidae.* Kopf quer verbreitert mit gefaltetem Vorderrande, ohne Sauggruben. *Caryophyllaeus mutabilis* Rud., Nelkenwurm (Fig. 378). Im Darm der Cyprinoiden. Die Jugendform, ein geschwänztes Plerocercoid, lebt in Tubifex.

Fam. *Archigetidae.* Körper am Vorderende mit zwei flächenständigen Sauggruben, am Hinterende ein schwanzartiger, die Embryonalhäkchen tragender Anhang. *Archigetes appendiculatus* Ratz. In der Leibeshöhle von Tubifex rivulorum. Vielleicht ein im Plerocercoidzustand geschlechtsreif gewordener Cestode (Fig. 379).



Fig. 379. *Archigetes appendiculatus* (nach R. Leuckart). $^{20}/_{1}$

3. Tribus. *Bothriocephaloidea.* Scolex mit zwei meist schwachen flächenständigen Sauggruben, zuweilen auch Haken. Äußere Gliederung kann fehlen. Uterus mit Öffnung.

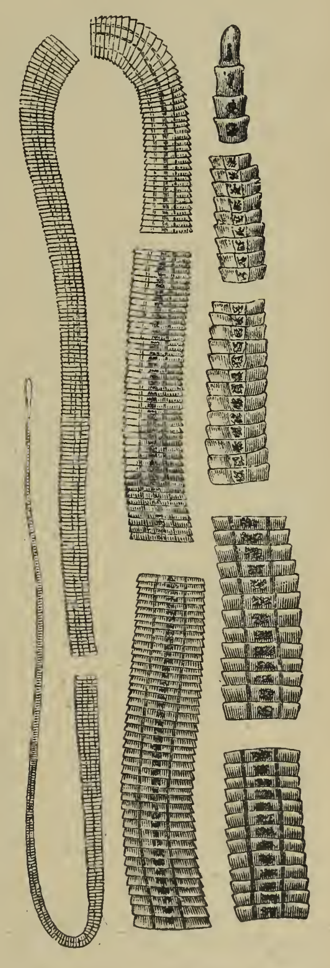


Fig. 380. *Dibothriocephalus latus* (nach R. Leuckart). $^{1}/_{1}$

Fam. *Dibothriocephalidae.* Geschlechtsöffnungen meist auf der Fläche des Körpers. Uterus bildet eine Rosette. Die Proglottiden trennen sich nicht einzeln, sondern in Gruppen. Entwicklung durch ein Plerocercoid. *Dibothriocephalus* Lhe. Äußere Gliederung vorhanden. Kopf mit zwei Sauggruben, ohne Haken. *D. latus* L., der breite Bandwurm des Menschen (Fig. 380), von 2—9 *m* Länge, hat zwei Verbreitungsgebiete: von den Ostseeprovinzen nach Rußland, Polen, dann von der französischen Schweiz über das südliche Frankreich und nach Italien; häufig auch in Japan und Turkestan. Kopf keulenförmig. Die geschlechtsreifen Proglottiden sind breiter als lang (zirka 10—12 *mm* breit, 3—5 *mm* lang); die hintersten erscheinen jedoch schmäler und länger. Die Genitalöffnungen liegen in der Mitte des Gliedes übereinander (Fig. 381). Der schlauchförmige Uterus mit seinen zahlreichen queren Windungen erzeugt in der Mitte des Gliedes eine eigentümliche Figur (Wappenlilie, Pallas). Die Eier entwickeln sich im Wasser und springen mittels einer deckelartigen Klappe am oberen Pole der Eischale auf. Die

ausschlüpfende Oncosphaera trägt ein Flimmerkleid (Fig. 372 *a*) und flottiert einige Zeit im Wasser. Das dem Scolex gleichende Plerocercoid (vgl. Fig. 372 *b*) findet sich in den Eingeweiden und der Muskulatur verschiedener Süßwasserfische. *D. cordatus* Leuck. Mit herzförmigem Kopf ohne fadenförmigen Halsteil. Im Darm der Seehunde, der Hunde, gelegentlich des Menschen in Grönland und Island. *Bothriocephalus mansoni* Cobd. (= *liguloides* Leuck.). Plerocercoid von bis 30 cm Länge in den Geweben verschiedener Wirbeltiere, auch im subperitonealen Bindegewebe des Menschen in China und Japan gefunden. Erwachsene Form unbekannt. *Diplogonoporus grandis* R. Bl. Mit doppeltem Genitalapparat in jeder Proglottis. Zweimal bei Japanern beobachtet. *Ligula avium* Bl., Riemenwurm. Sauggruben schwach, äußere Gliederung undeutlich. Im Jugendzustand in dei Leibeshöhle von Süßwasserfischen, geschlechtsreif im Darm von Wasservögeln. *Schistocephalus nodosus* Bl. In der Jugend in der Leibes-

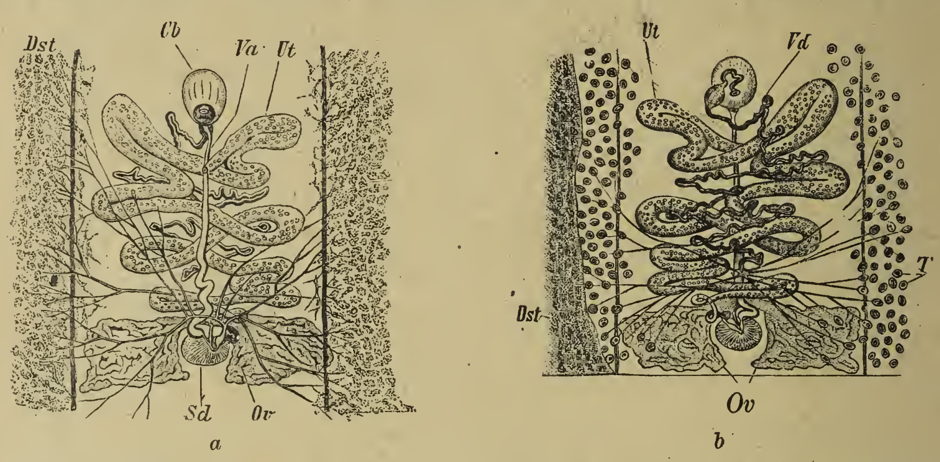


Fig. 381. Geschlechtsorgane einer reifen Proglottis von *Dibothriocephalus latus* (nach Sommer u. Landois) (mit Weglassung der seitlichen Gliedteile).

a von der Bauchfläche, *b* von der Rückenfläche dargestellt. *Ov* Keimstock, *Ut* Uterus, *Sd* Schalendrüse, *Dst* Dotterstock, *Va* Vagina, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *Cb* Cirrusbeutel.

höhle von Gasterosteus, geschlechtsreif im Darm der Wasservögel. *Triaenophorus nodulosus* Pall. Kopf mit schwachen Sauggruben und vier dreizackigen Haken. Äußere Gliederung fehlt. Im Darm von Raubfischen.

Fam. *Ptychobothriidae.* Uterus bildet keine Rosette. Uterusmündung ventral, Cirrus- und Vaginamündung dorsal, alle flächenständig. *Ptychobothrium belones* Duj., in Belone. *Abothrium (Bothriocephalus) rugosum* Goeze in Gadiden.

4. Tribus. *Tetraphyllidea.* Mit vier sehr beweglichen, gestielten oder sitzenden Bothridien, zuweilen noch mit Hakenbewaffnung. Uterus geschlossen. Cirrus und Vagina münden am Rande, Vaginalmündung vor dem Cirrus.

Fam. *Onchobothriidae.* In den Bothridien neben akzessorischen Sauggruben stets Haken. *Onchobothrius uncinatus* Rud., *Calliobothrium verticillatum* Rud., in Haien. *Acanthobothrium coronatum* Rud., in Haien und Rochen.

Fam. *Phyllobothriidae.* Bothridien gestielt, meist mit akzessorischen Sauggruben, ohne Haken. *Orygmatobothrium musteli* Bened., im Darm von Mustelus. *Anthobothrium auriculatum* Rud., im Darm von Torpedo. *Phyllobothrium lactuca* Bened., in Mustelus.

5. Tribus. *Cyclophyllidea.* Kopfbewaffnung aus vier muskulösen Saugnäpfen gebildet, zu denen häufig noch ein einfacher oder doppelter Hakenkranz auf einem Stirnzapfen (Rostellum) der Scheitelfläche hinzukommt. Proglottiden meist mit randständigem Genitalporus. Uterus geschlossen. Jugendzustände cysticerk oder cysticercoid.

Fam. *Mesocestoididae.* Scolex unbewaffnet, ohne Rostellum. Genitalpori flächenständig. *Mesocestoides lineatus* Goeze, im Darm des Hundes und der Katze.

Fam. *Anoplocephalidae.* Scolex meist kugelig, unbewaffnet. Saugnäpfe relativ groß. Proglottiden kurz und breit. Genitalapparat einfach oder doppelt, Genitalpori randständig. *Anoplocephala perfoliata* Goeze, im Pferd. *Moniezia expansa* Rud. Riesenbandwurm, bis 60 *m* lang. Genitalapparat doppelt. Im Darm s Schafes und der Ziege, seltener des Rindes.

Fam. *Davaineidae.* Rostellum einfach gebaut, mit einem doppelten Kranz zahlreicher, meist sehr kleiner Haken. Genitalorgane einfach oder doppelt, Genitalpori randständig. *Davainea madagascariensis* Davaine. Saugnäpfe mit Häkchen bewaffnet, Uterus löst sich in Parenchymkapseln auf. Im Menschen in Mauritius, Madagaskar, Bangkok.

Fam. *Dilepididae.* Scolex mit oder selten ohne bewaffnetes Rostellum. Genitalorgane meist einfach, selten verdoppelt. Genitalpori randständig. *Dilepis undula* Schrank, aus Drosseln. *Dipylidium caninum* L. (*Taenia cucumerina* Bl.. *T. elliptica* Batsch). Mit keulenförmigem Rostellum. Geschlechtsapparat verdoppelt, der unpaare Uterus löst sich schließlich in einzelne Säckchen auf. Die reifen Proglottiden Gurkenkernen ähnlich. Im Darm des Hundes, der Katze, selten des Menschen. Das Cysticercoid lebt in der Leibeshöhle der Hundelaus und des Flohes. Die Infektion mit Cysticercoiden geschieht dadurch, daß der Hund den ihn belästigenden Parasiten verschluckt, während der Parasit die mit dem Kot an die Haut geriebenen Eier der Taenie frißt.



Fig. 382. Cysticercus von *Taenia saginata* mit ausgestülptem Scolex. $^{8}/_{1}$

Fam. *Hymenolepididae.* Scolex meist bewaffnet, mit einfachem Hakenkranz. Proglottiden breiter als lang. Genitalporen alle einseitig. Uterus sackförmig. *Hymenolepis nana* Lieb. 10—15 *mm* lang, im Darm des Menschen in Ägypten, auch in Sizilien häufig beobachtet. Nahe verwandt, wenn nicht identisch mit *H. murina* Duj., deren Cysticercoid sich nach Grassi und Rovelli ohne Zwischenwirt in den Darmzotten der Ratte entwickelt und ausgebildet sodann in den Darm gelangt. *H. diminuta* Rud. (*Taenia flavopunctata* Weinl.), im Darm von Muriden, gelegentlich des Menschen in Nordamerika, auch in Italien gefunden. *H. sinuosa* Zed., im Darm der Gans und Ente, mit geschwänztem Cysticercoid in Gammarus (Fig. 376).

Fam. *Taeniidae.* Scolex meist mit doppeltem Hakenkranz, selten unbewaffnet. Genitalporen randständig, unregelmäßig alternierend. Uterus mit Medianstamm und später auftretenden Seitenästen. *Taenia solium* L. Von zirka 3 *m* Länge. Mit doppeltem Hakenkranz aus meist 26—28 Haken (Fig. 366). Die reifen Proglottiden etwa von 10 *mm* Länge und 5 *mm* Breite, der Uterus mit 7—10 dendritischen Verzweigungen (Fig. 371 *a*). Lebt im Darm des Menschen. Der zugehörige Blasenwurm, als Finne *(Cysticercus cellulosae)* bekannt, bis 1 *cm* groß, lebt vornehmlich in dem Unterhautzellgewebe und in den Muskeln des Schweines, aber auch im Körper des Menschen (Muskel, Augen, Gehirn), in welchem bei Vorhandensein der Taenie Selbstansteckung mit Finnen möglich ist, selten auch in den Muskeln des Rehes, des Hundes und der Katze. Im Gehirn des Menschen wächst die Finne in blasig ausgebuchtete Stränge aus, zuweilen ohne einen Kopf zu erzeugen. *T. saginata* Goeze (*mediocanellata* Küchm.), im Darm des Menschen (Fig. 365). Kopf ohne Hakenkranz und Rostellum, an Stelle des letzteren ein saugnapfartiges Organ, mit vier um so kräftigeren Sauggruben (Fig. 382). Der Bandwurm wird 4—10 *m* lang und erscheint viel feister als T. solium. Die reifen Proglottiden zirka 18 *mm* lang und 7—8 *mm* breit. Der Fruchtbehälter bildet 20—35 dichotomische Seitenzweige (Fig. 371 *b*).

Die zugehörige Finne *(Cysticercus bovis)* lebt in den Muskeln des Rindes (Fig. 382). Über Europa, den Orient, Afrika und Amerika verbreitet. *T. serrata* Goeze, im Darmkanal des Hundes, mit der als *Cysticercus pisiformis* bekannten Finne in der Leber des Hasen und Kaninchens. *T. crassicollis* Rud. der Katze mit *Cysticercus fasciolaris* der Hausmaus. *T. marginata* Batsch des Hundes (Fleischerhund) und Wolfes mit *Cysticercus tenuicollis* aus dem Netze der Wiederkäuer und Schweine, angeblich auch des Menschen. *T. crassiceps* Rud. des Fuchses mit *Cysticercus longicollis* aus der Brusthöhle der Feldmäuse. *T. coenurus* v. Sieb., im Darme des Schäferhundes, mit *Coenurus cerebralis,* Quese oder Drehwurm, im Gehirn einjähriger Schafe und von Rindern als Finnenzustand, der zahlreiche Scoleces produziert. Übrigens wurde das Vorkommen des Coenurus auch an anderen Orten, wie z. B. in der Leibeshöhle des Kaninchens, konstatiert. *T. echinococcus* Sieb., im Darme des Hundes, Wolfes und Schakals gewöhnlich in großer Zahl, 3—6 *mm* lang, nur wenige Proglottiden bildend (Fig. 375). Die Haken des Kopfes zahlreich, aber klein. Der zugehörige Blasenwurm (Fig. 374) durch die bedeutende Dicke der geschichteten Cuticula und Produktion zahlreicher Scoleces in Brutkapseln ausgezeichnet, lebt als *Echinococcus polymorphus* (Hülsenwurm) vornehmlich in der Leber und Lunge des Menschen *(E. hominis)* und der Haustiere *(E. veterinorum).* Die erstere Form, durch die Produktion von Tochter- und Enkelblasen ausgezeichnet, erlangt meist eine viel bedeutendere Größe und durch Aussackungen eine sehr unregelmäßige Gestaltung, während die der Haustiere häufiger die Gestalt der einfachen Blase beibehält. Übrigens bleiben die Echinococcusblasen im letzteren Falle nicht selten steril, ohne Brutkapseln, sog. *Acephalocysten.* Eine andere, und zwar pathologische Form ist der sog. multiloculäre Echinococcus. In Europa nicht selten. Sehr verbreitet ist die Echinococcuskrankheit (Hydatidenseuche) in Island und Australien. Hier schließt sich an *Dioecocestus paronai* Fuhrm. Getrennt geschlechtlich. In Plegadis guarauna. Argentinien.

6. Tribus. *Diphyllidea.* Kopf des Scolex nach hinten in einen Kopfstiel verlängert, mit zwei großen flächenständigen Bothridien und einem hakentragenden Rostellum. Kopfstiel mit Längsreihen von Haken besetzt. Geschlechtsapparat wie bei den Tetraphylliden, jedoch die Genitalpori flächenständig.

Fam. *Echinobothriidae.* Mit den Charakteren der Tribus. *Echinobothrium typus* Bened., in Rochen. *E. musteli* Pintn. in Mustelus.

7. Tribus. *Tetrarhynchoidea.* Kopf nach hinten in einen Kopfstiel verlängert, mit zwei flächenständigen oder mit vier paarweise angeordneten Bothridien und vier retractilen, mit Haken besetzten Rüsseln, die einen aus quergestreifter Muskulatur gebildeten Propulsionsapparat besitzen (Fig. 369). Uterus häufig mit Ausmündung. Vaginalmündung nie vor dem Cirrus. Genitalpori marginal.

Fam. *Rhynchobothriidae.* Mit den Charakteren der Tribus. *Eutetrarhynchus ruficollis* Eysenhardt, im Spiralraum von Mustelus (Fig. 369). *Rhynchobothrius tetrabothrius* Bened. Spiraldarm von Squalus acanthias.

II. Klasse. **Aschelminthes.**

Scoleciden von in der Regel mehr drehrundem Körper, mit Enddarm und Afteröffnung, mit mehr oder minder geräumiger primärer Leibeshöhle und wenig entwickeltem Mesenchym, meist getrennten Geschlechts.

Die hier zusammengefaßten Formen sind entweder freilebend oder parasitisch, wie die meisten *Nematodes,* in der Jugend auch die *Nematomorpha* und die durchwegs entoparasitischen *Acanthocephala,* deren verwandtschaftliche Beziehungen unsicher sind, daher ihre Unterbringung in der Nähe der *Nematoden* keineswegs feststeht. Der meist drehrunde, seltener dorsoventral etwas abgeflachte Körper trägt bei den *Rotatoria*

und *Gastrotricha* noch eine teilweise Bewimperung, während er sonst von einer Cuticula bedeckt wird. Am Darm ist ein Proctodaeum mit Afteröffnung vorhanden, die entoparasitischen *Acanthocephalen* sind darmlos. Die primäre Leibeshöhle erscheint relativ geräumig und das Mesenchym meist wenig entwickelt. Am Nervensystem unterscheidet man ein Cerebralganglion sowie zwei bis vier von demselben ausgehende Nervenstränge. Mit wenigen Ausnahmen herrscht Trennung der Geschlechter.

1. Ordnung. **Rotatoria, Rädertiere.**[1])

Aschelminthen von walzenförmigem oder dorsoventral abgeflachtem, zuweilen in Ringe gegliedertem Körper, mit perioralem einziehbaren Wimperapparat (Räderapparat).

Die Rotatorien wiederholen im wesentlichen die Organisationsverhältnisse der bei Anneliden auftretenden Trochophoralarve, mit welcher die Kugelrotatorie *Trochosphaera aequatorialis* (Fig. 385) auch in der Gestaltung des Körpers nahezu übereinstimmt. Bei allen übrigen Formen ist der Körper walzenförmig oder dorsoventral abgeflacht und zerfällt meist in drei Abschnitte, einen den Wimperapparat tragenden Vorderabschnitt, einen Rumpfabschnitt, welcher die Hauptmasse der Eingeweide enthält, sowie einen ventralen, schmalen, beweglichen Fußabschnitt (Fig. 383). Letzterer endet meist mit zwei Fortsätzen (Zehen), an denen Drüsen münden, mittels deren Sekret die Tiere sich befestigen können. Häufig sind Rumpf- und Fußabschnitt weiter in Ringe gegliedert, die sich fernrohrartig einziehen und mehr oder minder frei unter Biegungen verschieben können. Bei einigen Gattungen sind durch Muskeln bewegliche Borsten oder lanzett-

---

[1]) Ch. G. Ehrenberg, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. F. Dujardin, Histoire naturelle des Infusoires. Paris 1841. Fr. Leydig, Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. VI. 1854. F. Cohn, Ueber Räderthiere. Ebendas. VII, 1856. IX, 1858. XII, 1862. P. Gosse, On the structure, functions and homologies of the manducatory organs of the class Rotifera. Phil. Transact. 1856. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Brachionus urceolaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXII. 1872. C. Claus, Ueber die Organisation und die systematische Stellung der Gattung Seison. Festschr. zool.-bot.- Ges. Wien 1876. L. Joliet, Monographie des Melicertes. Arch. zool. expér. 1883. L. Plate, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. XIX. 1886. Ueber einige ectoparasitische Rotatorien des Golfes von Neapel. Mitth. zool. Stat. Neapel. VII. 1887. C. Zelinka, Studien über Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1886—1891. H. S. Jennings, The early development of Asplanchna Herrickii. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XXX. 1896. C. T. Hudson u. P. H. Gosse, The Rotifera or Wheel-Animalcules. 2 vols u. Suppl. London 1886—1889. P. de Beauchamp, Morphologie et variations de l'appareil rotateur dans la série des Rotifères. Arch. zool. expér. 1907. Recherches sur les Rotifères. Ebenda. 1909. A. F. Shull, Studies in the life cycle of Hydatina senta. Journ. exp. Zool. VIII, X. 1910, 1911. H. K. Harring, Synopsis of the Rotatoria. Bull. Nation. Mus. Washington 1913. Vgl. ferner Dalrymple, Eckstein, Gavarret, Gast. Masius, Montgomery, Lauterborn, Hirschfelder, Maupas u. a.

förmige Anhänge *(Polyarthra, Filinia)* oder extremitätenähnliche Ausstülpungen der Leibeswand *(Pedalia)* am Rumpfabschnitte vorhanden.

Ein wichtiger Charakter der Rotiferen liegt in dem am Vorderende sich erhebenden, meist einziehbaren Wimperapparat, der wegen seiner Ähnlichkeit mit einem rotierenden Rade als *Räderorgan* bezeichnet wird. Er besteht in der Regel aus einem stärkeren präoralen Wimperkranz (Trochus), welcher vornehmlich der Bewegung dient, und einem postoralen, aus feineren Wimpern gebildeten Cilienkranz (Cingulum), der die zugestrudelte Nahrung in den Mund einleitet. Bei *Trochosphaera* umgürtet der Trochus den Körper fast vollständig im Äquator, während das Cingulum klein bleibt; in allen anderen Fällen nimmt der Räderapparat den vorderen Körperabschnitt ein und zeigt sich sehr mannigfaltig ausgebildet. Er bildet zuweilen einen vollständigen, auch schirmförmigen *(Floscularia)* Randsaum, erscheint aber häufig in der Dorsal- und Ventralseite unterbrochen und zerfällt dadurch in zwei Abschnitte *(Philodinidae)*. Zuweilen ist der Wimperapparat teilweise *(Notommata, Seison)* oder vollständig (*Cupelopagis* u. a.) rückgebildet. Bei den *Collotheciden* gelangt das Cingulum zu mächtiger Entwicklung; es liegt an einer den hier terminalen Mund umgebenden trichterförmigen Hautfalte, welche in knopfartige *(Collotheca)* oder armförmige Fortsätze *(Stephanoceros)* ausgezogen ist, während der Trochus zu einem kleinen Kranz im Grunde des Trichters reduziert erscheint.

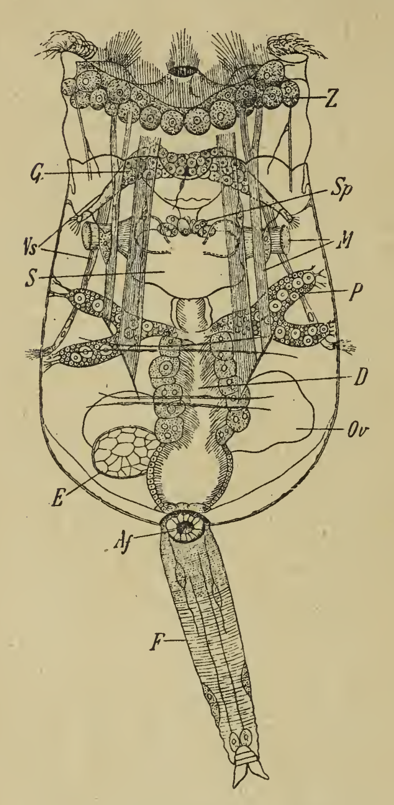


Fig. 383. *Brachionus plicatilis* (nach Moebius). $^{200}/_1$

Z Zellen des Wimperorgans, *G* Cerebralganglion, *Ns* an den Tastern endende Nervenstämme, *S* Kaumagen, *Sp* Speicheldrüsen, *D* Magendarm, *P* pankreatische Anhangsdrüsen, *Af* Kloakenöffnung, *M* Muskeln, *Ov* Ovarium, *E* Excretionsblase, *F* Fuß.

Im übrigen wird der Körper der Rädertiere von einer Cuticula überkleidet, welche sich am Rumpf auch zu einem festen Panzer ausbilden kann *(Loricata)*, in welchen der Wimperapparat und Fuß zurückgezogen werden können (Fig. 383). Bei dauernd festsitzenden Formen scheidet der Körper eine gallertige Hülle ab, zu deren Aufbau bei *Floscularia (Melicerta) ringens* überdies aus zusammengeballten Fremdkörpern gebildete Kügelchen verwendet werden. Die Hautmuskulatur beschränkt sich auf einzelne längs- und ringförmig verlaufende Muskelzüge sowie frei durch die Leibeshöhle ziehende, nur mit ihren Insertionen an der Haut befestigte Muskeln, die

zum Einziehen des Wimperapparates sowie zur Bewegung der einzelnen Körperringe gegeneinander dienen. Auch zu den Eingeweiden ziehen von der Haut Muskeln; sie dienen neben spärlichen Bindegewebszellen zugleich zur Befestigung der Eingeweide innerhalb der geräumigen, mit Lymphe erfüllten Leibeshöhle.

Die meist ventrale (nur bei den *Collotheciden* terminale) Mundöffnung führt in einen breiten, mit einem Zahnapparat ausgestatteten Kaumagen (Schlundkopf), in welchen Speicheldrüsen münden. Aus diesem entspringt eine kurze Schlundröhre, die in den weiten, mit großen Wimperzellen bekleideten Magendarm führt. Am Eingange des letzteren finden sich zwei ansehnliche pankreatische Drüsen. Dann folgt der ebenfalls bewimperte Enddarm, welcher am Hinterende des Rumpfabschnittes in einer dorsalwärts gelegenen Kloake ausmündet. Bei den in Hüllen lebenden Formen erscheint die Kloakenöffnung weit nach vorn verschoben und im Zusammenhange damit der Darm hufeisenförmig gekrümmt. Bei einigen Rotiferen *(Asplanchna, Paraseison)* endet der Darm blindgeschlossen.

Die Exkretionsorgane (Fig. 384) sind zwei stellenweise aufgeknäuelte Längskanäle, die mit kurzen Wimperkölbchen beginnen und meist vermittels einer kontraktilen Blase mit dem Enddarm in die Kloake münden.

Das Nervensystem besteht aus einem rundlichen oder zweilappigen, über dem Schlunde gelegenen Cerebralganglion. Von diesem gehen Nerven nach vorn zum Wimperapparat und zu den innerhalb des letzteren auftretenden sog. Stirntastern. Nach hinten entsendet es ein dorsales und laterales Längsnervenpaar; ersteres endet an zwei knospenförmigen, mit Borsten besetzten Dorsaltastern, die auch durch ein einfaches, stabförmiges Nackenorgan repräsentiert sein können, letzteres an zwei weiter nach hinten gelegenen, mit Borsten an der Oberfläche ausgestatteten Sinnesknospen, den sog. Lateraltastern. Von diesen Längsnerven gehen auch die Muskelnerven ab. Bei einigen Rotatorien ist ein subösophageales Ganglion beschrieben. Augen liegen nicht selten entweder als x-förmiger unpaarer Pigmentkörper oder als paarige, mit lichtbrechenden Kugeln verbundene Pigmentflecken dem Gehirn an. Dorsal hinter dem Cerebralganglion findet sich häufig ein drüsiges Organ (Kalkbeutel).

Die Geschlechter sind getrennt und, ausgenommen die *Seisonidae*, durch einen ausgeprägten Dimorphismus bezeichnet. Die Männchen der *Philodinidae* sind bisher nicht gefunden. Die sonst sehr kleinen Männchen (Fig. 384 *b*) treten nur zu gewissen Zeiten auf und entbehren des Darmkanals, dessen Anlage auf ein strangförmiges Rudiment reduziert bleibt; ihr Räderapparat ist stark rückgebildet. Der Geschlechtsapparat besteht aus einem unpaaren schlauchförmigen Hoden (bei *Seison* paarig), dessen Ausführungsgang zuweilen auf einem papillenartigen Höcker am hinteren Ende des Rumpfes mündet. Die Geschlechtsorgane der weit größeren Weibchen bestehen aus einem seltener paarigen *(Philodinidae, Seison)*, gewöhnlich unpaaren Ovarium, das in einem Teile die Keimzellen produziert,

in einem anderen, als Dotterstock bezeichneten Asbchnitte aus großen dotterreichen Zellen besteht, welche an die heranreifenden Eizellen durch Diffusion Nährstoffe abgeben. Der kurze Eileiter mündet in die Kloake. Bei *Philodiniden* fehlen Ovidukte; die Eier entwickeln sich hier frei in der Leibeshöhle. Die Rotatorien produzieren dickschalige Dauereier (Wintereier), die sich erst nach längerer Ruhe entwickeln, und dünnschalige Subitaneier (Sommereier), unter letzteren größere, aus welchen Weibchen, und kleinere, aus denen Männchen hervorgehen. Die Subitaneier entwickeln sich parthenogenetisch, die Dauereier sind befruchtet. Es besteht Heterogonie, indem parthenogenesierende Generationen mit einer Geschlechtsgeneration alternieren. Bei *Epiphanes (Hydatina) senta* schlüpft aus dem Dauerei ein parthenogenesierendes Weibchen, dem weitere parthenogenesierende Generationen folgen. Später treten neben solchen Weibchen andere (Sexuparae) auf, die unbefruchtet kleine Eier, welche Männchen liefern, dagegen, wenn frühzeitig begattet, größere Dauereier absetzen, aus denen stets Weibchen hervorgehen (M a u p a s, S h u l l). Bei *Philodiniden* ist bisher bloß Parthenogenese beobachtet, und wurden Männchen noch nicht gefunden. Mit der oben genannten Ausnahme werden die Eier entweder abgelegt, häufig außen am Körper befestigt; die Subitaneier mancher Formen durchlaufen die Embryonalentwicklung im Eileiter.

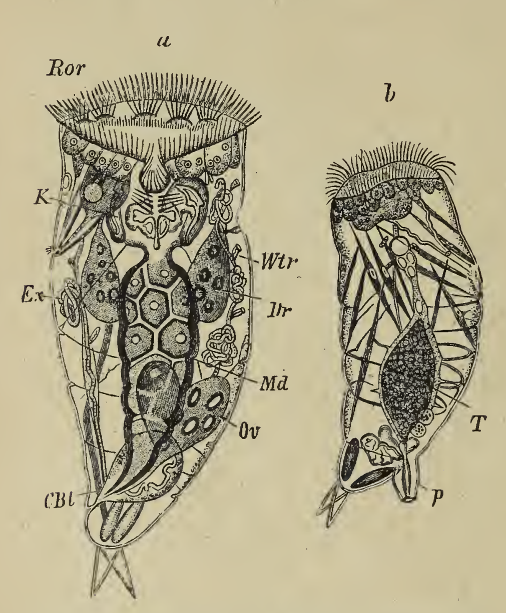


Fig. 384. *Epiphanes (Hydatina) senta* (nach F. Cohn).

a Weibchen, *b* Männchen; *Ror* Räderorgan, *K* Kaumagen, *Dr* pankreatische Anhangsdrüsen, *Md* Magendarm, *Ov* Ovarium, *Wtr* Wimperkölbchen des Excretionsapparates *(Ex)*, *CBl* contractile Blase, *P* Penis, *T* Hoden. $^{110}/_{1}$

Die Entwicklung verläuft direkt oder mit unbedeutender Metamorphose *(Collothecidae)*. Nach einer inäqualen Furchung entsteht eine Umwachsungsgastrula; an der Verschlußstelle des Ectoderms erfolgt von diesem aus die Schlundeinstülpung. Über die Bildung des Mesoderms ist Genaueres nicht bekannt. Der Embryo erfährt später eine ventrale Einbuchtung, durch welche sich der Hinterleib vom Vorderleib abgliedert; an letzteren legt sich der Wimperapparat an. Zwischen der Anlage des Räderorganes entsteht durch eine ectodermale Einwucherung das Gehirnganglion. Dorsal an der Basis des Hinterleibes legt sich der Enddarm an.

Die Rädertiere überschreiten selten eine Körperlänge von 1 *mm*. Sie bewohnen vornehmlich das süße Wasser, wenige das Meer und sind größten-

teils Kosmopoliten. Sie bewegen sich teils schwimmend mit Hilfe des Räderorganes fort, teils legen sie sich mittels des zweizangigen drüsigen Fußendes vor Anker. Einige *(Philodinidae)* kriechen auch spannerartig, die *Polyarthriden* schnellen sich mittels ihrer Ruderfortsätze fort. Manche Formen sind dauernd befestigt und einige zu Kolonien vereinigt. Verhältnismäßig wenige leben als Parasiten (*Proales parasita, Albertia* u. a.). Einige Rotatorien *(Philodinidae)* vermögen einer Austrocknung zu widerstehen; so erklärt sich ihr Vorkommen in Moos und im Sande von Dachrinnen.

In der folgenden systematischen Übersicht ist teilweise eine Neubildung von Gruppen versucht.

1. Unterordnung. *Sphaeroidea.* Körper kugelig, vom Trochus im Äquator eingesäumt. Cingulum klein.

Fam. *Trochosphaeridae. Trochosphaera aequatorialis* Semp. Philippinen (Fig. 385).

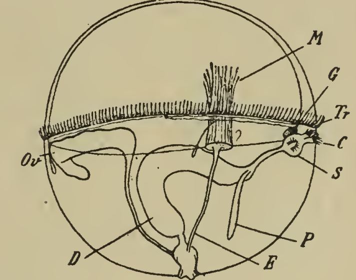


Fig. 385. *Trochosphaera aequatorialis* (nach Semper). $^{50}/_{1}$

Tr Trochus, *C* Cingulum, *G* Cerebralganglion, *M* Muskel, *S* Schlundkopf, *D* Darm, *P* Pankreatische Anhangsdrüse, *E* Excretionsorgan, *Ov* Ovarium.

2. Unterordnung. *Eurotatoria.* Körper gestreckt, Räderapparat am vorderen Körperende.

1. Tribus. *Bdelloidea.* Körper gestreckt, wurmartig, in zahlreiche Ringe gegliedert. Räderapparat zweiteilig. Dorsal von demselben ein aus dem verlängerten Scheitelfelde hervorgegangener sog. Rüssel. Männchen unbekannt. Schwimmen und bewegen sich auch spannerartig kriechend.

Fam. *Philodinidae. Philodina roseola* Ehrbg., *Rotaria rotatoria* Pall. (*Rotifer vulgaris* Schrank). Augenlos sind *Callidina* Ehrbg. und *Zelinkiella (Discopus) synaptae* Zel., letztere ectoparasitisch auf Synapta.

2. Tribus. *Cephaloidiphora.* Der in Ringe gegliederte wurmartige Körper zerfällt in vier Abschnitte, von denen der vorderste kopfartig gestaltet ist. Räderapparat rudimentär oder fehlend. Männchen und Weibchen nicht dimorph. Ectoparasiten auf Nebalia.

Fam. *Seisonidae. Seison nebaliae* Gr. Triest. *Paraseison asplanchnus* Plt. Ohne Enddarm. Neapel.

3. Tribus. *Illoricata.* Körper konisch, seltener wurmförmig, ein Fußabschnitt fehlt oder ist kurz. Räderapparat aus den beiden Cilienkränzen bestehend, zuweilen reduziert, selten fehlend. Körperbedeckung biegsam, nicht gepanzert.

Fam. *Microcodonidae.* Körper kelchförmig, mit Fußabschnitt. Räderorgan nicht retraktil. *Microcodon clavus* Ehrbg.

Fam. *Asplanchnidae.* Körper sackförmig. Räderorgan kegelförmig. Fußabschnitt klein oder fehlend. Ohne Enddarm und After. *Asplanchna priodonta* Gosse. Ohne Fuß. *Asplanchnopus multiceps* Schrank (*myrmeleo* Ehrbg.). Mit kurzem Fuße.

Fam. *Polyarthridae.* Körper fußlos, mit langen, zum Springen dienenden Ruderfortsätzen. Räderorgan mit randständigem Wimperkranz. Cuticularbekleidung dick. *Filinia (Triarthra) longiseta* Ehrbg. Mit drei langen Springborsten. *Polyarthra trigla* Ehrbg. Jederseits zwei Gruppen von drei lanzettlichen Anhängen. Hier dürfte sich *Pedalia (Pedalion) mira* Huds., mit sechs beborsteten extremitätenähnlichen Körperfortsätzen, anschließen.

Fam. *Epiphanidae.* Körper kegelförmig, vorn abgestutzt. Fuß kurz. Beide Wimperkränze gut entwickelt. *Epiphanes (Hydatina) senta* Müll. (Fig. 384).

Fam. *Notommatidae.* Körper meist nach hinten verbreitert. Fuß kurz. Räderorgan meist wenig entwickelt. *Notommata aurita* Müll. *Proales parasita* Ehrbg., parasitisch in Volvox. *Albertia* Duj. Entoparasitisch im Darm von Oligochaeten und Nacktschnecken.

4. Tribus. *Loricata.* Körper im schildförmigen Rumpfabschnitt gepanzert. Räderorgan zwei- oder mehrfach geteilt. Fuß geringelt oder kurz gegliedert.

Fam. *Euchlanidae.* Körper eiförmig. Panzer aus Rücken- und Bauchschild bestehend. Fuß kurzgliederig mit langen Fortsätzen (Zehen). *Euchlanis triquetra* Ehrbg.

Fam. *Brachionidae.* Körper topfförmig. Panzer aus Rücken- und Bauchschild bestehend. Fuß gegliedert oder geringelt (Fig. 383). *Brachionus urceus* L. *(urceolaris* Müll.). *B. plicatilis Müll.* (Fig. 383). *Platyias (Noteus) quadricornis* Ehrbg.

5. Tribus. *Rhizota.* Die Weibchen dauernd festsitzend, von einer röhrigen Hülle umgeben. Fuß lang. Räderorgan umfangreich. Die Männchen frei, ohne Gehäuse.

Fam. *Flosculariidae.* Räderorgan meist schirmförmig, zuweilen gelappt und stark nach der Dorsalseite geneigt. Mund ventral. *Floscularia (Melicerta) ringens* L. Räderorgan vierlappig. Hülse noch mit Kügelchen umbaut. *F. melicerta* Ehrbg. (*Tubicolaria najas* Ehrbg.). Räderorgan schirmförmig mit ventralem und dorsalem Ausschnitt. *Lacinularia flosculosa* Müll. (*socialis* L.). Räderorgan hufeisenförmig. Kolonienbildend. *Conochilus hippocrepis* Schrank (*volvox* Ehrbg.). Kugelige freischwimmende Kolonien bildend.

Fam. *Collothecidae.* Am Räderorgan das Cingulum umfangreich, der Trochus reduziert. Ersteres an einem in meist fünf Fortsätze ausgezogenen Trichter im Umkreise des terminalen Mundes. *Collotheca (Floscularia) cornuta* Dobie. Fortsätze knopfartig mit langen Borsten. *Stephanoceros fimbriatus* Gldf. (*eichhorni* Ehrbg.). Fortsätze lang armförmig, mit wirtelförmig angeordneten Wimpern. Hier reiht sich an *Cupelopagis (Apsilus) vorax* Leidy. Körper linsenförmig, ohne Wimperapparat, mit großem Mundtrichter. Fuß zu einer Haftscheibe umgebildet. Ohne Gallerthülle.

2. Ordnung. **Gastrotricha.**[1])

Aschelminthen von flaschenförmigem Körper, mit paarigen ventralen Cilienbändern, am Hinterende meist gabelteilig. Mund subterminal, Darm nematodenartig.

Die *Gastrotrichen* besitzen einen flaschenförmigen oder wurmförmigen Leib mit abgeflachter Ventralseite (Fig. 386). Der vorderste Abschnitt desselben setzt sich kopfartig ab, das Hinterende läuft meist in einen Gabelschwanz (Fuß) mit zwei Fortsätzen (Zehen) aus, an denen Klebdrüsen münden. An der Ventralseite finden sich zwei Wimperbänder, dazu kommen Gruppen von Tastwimpern am kopfartigen Vorderende. Die übrigen Teile des Körpers werden von einer Cuticula bedeckt, deren oberflächliche Lage mit Ausnahme von *Ichthydium* zu glatten oder in Stacheln auslaufenden Schuppen ausgebildet ist. Die subterminale, noch ventrale Mundöffnung

[1]) H. Ludwig, Über die Ordnung Gastrotricha. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVI. 1876. O. Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Ebenda. A. C. Stokes, Observations sur les Chaetonotus. Journ. Micr. Paris XI, XII. 1887, 1888. C. Zelinka, Die Gastrotrichen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIX. 1889. Th. Grünspan, Beiträge zur Systematik der Gastrotrichen. Zool. Jahrb. XXVI. 1908. Die Süßwasser-Gastrotrichen Europas. Ann. Biol. lâcustre. IV. 1910.

liegt am Ende einer Mundröhre mit innerem Borstenkranze und führt in den zylindrischen Oesophagus mit dreiteiligem Lumen und radiärmuskulöser Wand. Der folgende gerade Mitteldarm besteht aus vier Reihen großer Zellen und mündet mittels eines kurzen Enddarmes dorsal vom Gabelschwanz aus. Als Exkretionsorgan fungieren zwei vielfach verschlungene Kanälchen, welche mit einem stabförmigen geschlossenen Wimperkölbchen beginnen und im hinteren Körperdrittel ventral nach außen münden. Die Muskulatur besteht aus wenigen Längsmuskeln. Am Nervensystem unterscheidet man im vordersten Körperabschnitte ein großes Cerebralganglion, welches mit den dort gelegenen Tastwimperzellen in Verbindung steht; es liegt dorsal und seitlich vom Oesophagus und gibt nach hinten zwei Längsnervenstränge ab. Augen kommen ausnahmsweise vor. Die Gastrotrichen sind wahrscheinlich hermaphroditisch, doch fehlt bisher der sichere Nachweis männlicher Genitalprodukte. Das paarige Ovarium liegt ventral im hinteren Körperteile. Die Lage der weiblichen Genitalöffnung wird dorsal über der Schwanzgabel angegeben. Die Eier werden abgelegt. Entwicklung direkt.

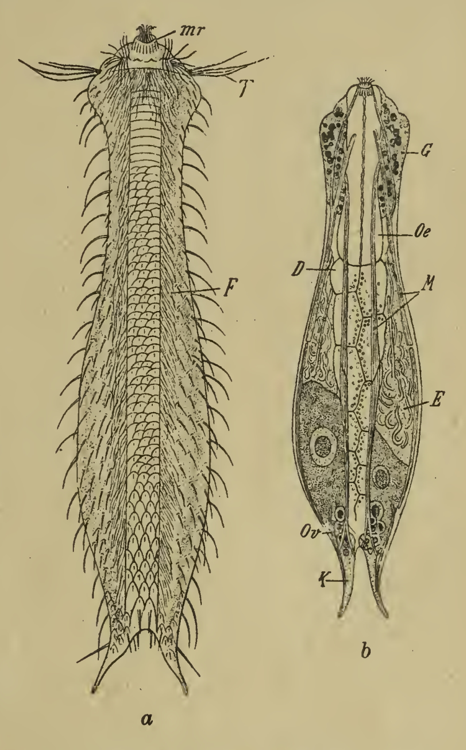


Fig. 386. *Chaetonotus maximus* (nach Zelinka).

a Ventralansicht, $^{420}/_{1}$. *b* Übersicht der Anatomie. *F* Flimmerbänder, *T* Tasthaare, *mr* Mundrohr, *G* Cerebralganglion, *Oe* Oesophagus, *D* Darm, *M* Muskeln, *E* Nephridium, *Ov* Ovarium, *K* Klebdrüsen.

Die *Gastrotrichen* sind mikroskopisch kleine, bis 0·6 *mm* lange Bewohner des Süßwassers, einige sind Meeresbewohner, und bewegen sich schwimmend mittels der ventralen Cilienbänder, können sich aber auch mit dem Gabelschwanze anheften.

1. Unterordnung. *Euichthydina.* Mit Gabelschwanz.

Fam. *Ichthydiidae.* Haut nackt oder beschuppt, ohne Stacheln. *Ichthydium* Ehrbg. Haut nackt. *I. podura* Müll. Weit verbreitet. *I. tergestinum* Grünspan. Marin. Triest. *Lepidoderma squammatum* Duj. Haut mit Schuppen. Europa, Nordamerika.

Fam. *Chaetonotidae.* Haut mit Stacheln. *Chaetonotus maximus* Ehrbg. (Fig. 386). Europa. *Ch. larus* Müll. Europa.

2. Unterordnung. *Apodina.* Ohne Gabelschwanz.

Fam. *Dasydytidae. Dasydytes saltitans* Stokes. Mit langen Borsten. Europa, Nordamerika.

3. Ordnung. **Kinorhyncha.**[1])

Aschelminthen von wurmförmigem Körper, mit einziehbarem, bestacheltem, rüsselartigem Vorderende, mit chitiniger, in Ringe gegliederter Hautbedeckung und gewöhnlich zwei langen Endborsten am Hinterende. Mund terminal. Darm nematodenartig

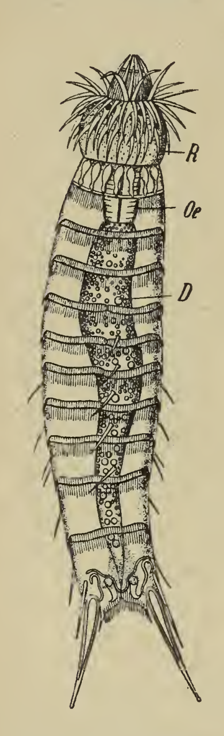


Fig. 387. *Echinoderes dujardini* (nach Greeff), mit ausgestülptem, rüsselartigem Vorderende *(R)*. *Oe* Oesophagus, *D* Darm. 160/1

Die *Kinorhynchen* (Fig. 387) besitzen einen wurmförmigen Körper mit cuticularer, in Ringe gegliederter Hautbedeckung. Sein Vorderende ist mit Hakenkränzen besetzt und rüsselartig einziehbar und vorstreckbar. Das Hinterende geht gewöhnlich in zwei lange Borsten aus. Die vorn terminal gelegene Mundöffnung befindet sich am Ende einer Mundröhre und ist von dolchartigen Spitzen umstellt; sie führt in einen nematodenartigen Pharynx, auf welchen der geradgestreckte, muskellose Mitteldarm und kurze Enddarm folgt, der hinten im After ausmündet. Das in der Haut gelegene Nervensystem besteht aus einem das Vorderende des Schlundes umgebenden, von Ganglien bekleideten Nervenring (Gehirn) und aus einem Bauchstrange mit den Gliedern entsprechend angeordneten Gangliengruppen. Bei den auf Meeresalgen lebenden Formen liegen dem Gehirn einfache Augen an. Tastorgane finden sich längs des Rückens und an den Seiten des Körpers. Die Muskulatur besteht aus Längs- und Dorsoventralmuskeln sowie Retractoren des Vorderkörpers. Als Exkretionsorgane fungieren ein Paar vorn geschlossener, innen bewimperter Schläuche (Nephridien), welche dorsal am drittletzten Gliede sich nach außen öffnen. Die Geschlechter sind getrennt. Ovarien und Hoden liegen paarig zu den Seiten des Darmes und münden am letzten Hautringel bauchständig.

Die Kinorhynchen sind kleine Meerestiere, welche auf Algen oder im Schlamme leben. Die Lokomotion geschieht durch Vermittlung der Hakenkränze des Vorderendes.

Fam. *Echinoderidae. Echinoderes dujardini* Clap. Nordsee und Mittelmeer (Fig. 387). *E. setigera* Grff. Nordsee.

---

[1]) Außer Claparède, Schepotieff vgl. R. Greeff, Untersuchungen über einige merkwürdige Formen des Arthropoden- und Wurmtypus. Arch. f. Naturgesch. 1869. W. Reinhard, Kinorhyncha (Echinoderes), ihr anatomischer Bau und ihre Stellung im System. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLV. 1887. C. Zelinka, Ueber die Organisation von Echinoderes. Verhandl. deutsch. zool. Ges. 1894. Zur Kenntnis der Echinoderen. Zool. Anz. 1907. Zur Anatomie der Echinoderen. Ebendas. 1908.

4. Ordnung. **Nematodes, Fadenwürmer.**[1])

Parasitische oder freilebende Aschelminthen von spulen- oder fadenförmiger Gestalt, mit terminalem Mund und als Saugrohr ausgebildetem Oesophagus, mit cuticularer Körperbedeckung; Exkretionskanäle verlaufen in subcuticularen seitlichen Verdickungen (Seitenlinien), welche nebst den die Hauptnervenstämme enthaltenden Medianlinien die wandständige Längsmuskelschichte der Haut in vier Felder teilen. Meist getrennten Geschlechts.

Die Nematoden besitzen einen spulen- oder fadenförmigen Leib (Fig. 388), welcher an seiner Oberfläche von einer bei größeren Formen kompliziert gebauten Cuticula bedeckt wird, die zuweilen besondere Skulpturen oder Fortsätze in Gestalt von Höckern, Haaren, seltener Stacheln *(Gnathostoma)* besitzen kann. Die Cuticula ist ein Produkt der unter ihr gelegenen weichen Subcuticula, welche aus einem von Kernen und Fasern durchsetzten Syncytium besteht. Die Subcuticula bildet vier nach innen vorspringende Verdickungen (Fig. 389), zwei breite laterale, die sog. Seiten-

[1]) Außer den Schriften von Rudolphi, Bremser, Cloquet, Dujardin, Davaine vgl. K. Diesing, Systema helminthum, 2 Bde. Wien 1850—1851. H. C. Bastian, Monograph on the Anguillulidae. Transact. Linn. Soc. London. XXV. 1865. A. Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. R. Leuckart, Untersuchungen über Trichina spiralis. 2. Aufl. Leipzig u. Heidelberg 1866. Die menschlichen Parasiten etc. Bd. II. Leipzig u. Heidelberg 1876. C. Claus, Ueber Leptodera appendiculata. Marburg 1868. O. Bütschli, Untersuchungen über die beiden Nematoden der Periplaneta orientalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXI. 1871. Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova Acta XXXVI. 1873. R. Leuckart, Ueber die Lebensgeschichte der sog. Anguillula stercoralis und deren Beziehungen zu der sog. Ang. intestinalis. Ber. sächs. Ges. d. Wiss. 1882. Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. Abh. sächs. Ges. d. Wiss. 1887. J. G. De Man, Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländ. Fauna. Leiden 1884. A. Strubell, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii. Bibl. Zool. II. 1888. R. Hesse, Ueber das Nervensystem von Ascaris megalocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool. LIV. 1892. O. zur Straßen, Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. Entw. Mech. III. 1896. J. Graham, Beiträge zur Naturgeschichte der Trichina spiralis. Arch. mikr. Anat. L. 1897. Th. Boveri, Die Entwicklung von Ascaris megalocephala etc. Festschr. f. Kupffer. 1899. C. Toldt, Ueber den feineren Bau der Cuticula von Ascaris megalocephala etc. Arb. Zool. Inst. Wien. XI. 1899. N. Nassonow, Zur Kenntnis der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden. Arch. mikr. Anat. LV. 1900. E. Maupas, Modes et formes de reproduction des Nématodes. Arch. Zool. expér. 1901. A. Looss, The anatomy and life history of Agchylostoma duodenale Dub. Records of Egypt. Govern. School of Medicine. III, IV. Cairo 1905, 1911. R. Goldschmidt, Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. XXIX. 1906. E. Martini, Über Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIV. 1903. Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden Ibid. LXXXI, LXXXVI, XCI. 1906—1908. Vgl. außerdem Arbeiten von Hamann, Linstow, Railliet, Manson, Grassi, Noè, Rohde, Ziegler, Jaegerskjöld, Golowin, Rauther, Martin, Wandolleck, H. Müller, Spemann, Zoja, Hagmeier, v. Daday, Deineka, Micoletzky u. a.

linien, und die beiden an der Dorsal- und Ventralseite gelegenen Medianlinien. Selten *(Allantonema)* sind die Seitenlinien geschwunden. Die Körpermuskulatur besteht aus der Subcuticula epithelartig angelagerten Längsmuskeln und ist in vier durch die Verdickungen der Subcuticula getrennten Feldern angeordnet. Bei den meisten Nematoden finden sich in jedem Felde zwei Reihen rhombenförmiger Muskelzellen, so daß im Querschnitte bloß acht Muskelzellen erscheinen (sog. *Meromyarier*); sie zeigen die Form von Epithelmuskelzellen, deren ebene Fibrillenlage der Subcuticula zugekehrt liegt (Fig. 389 *a*). Bei großen Nematodenformen sind die Muskelzellen von ansehnlicher Länge, so daß im Querschnitt auf ein Muskelfeld eine beträchtlichere Zahl von Muskelzellen entfällt (sog. *Polymyarier*) (Fig. 389 *b*). Überdies ist hier die Fibrillenschichte fast im ganzen Umkreis der Zelle entwickelt; der Zellkörper mit dem Kern ragt bruchsackartig in die Leibeshöhle vor und steht mittels eines strangförmigen Fortsatzes mit der nächsten Medianlinie und den in ihr verlaufenden Nerven in Verbindung. Einzellige Hautdrüsen sind vornehmlich in der Nähe des Oesophagus, im hinteren Körperende (Schwanzdrüsen, zur Befestigung dienend) sowie in den Seitenlinien beobachtet. Ihnen sind auch die vorn an den Seiten der Mundkapsel ausmündenden sog. Kopfdrüsen *(Ancylostoma, Sclerostomum)* zuzurechnen.

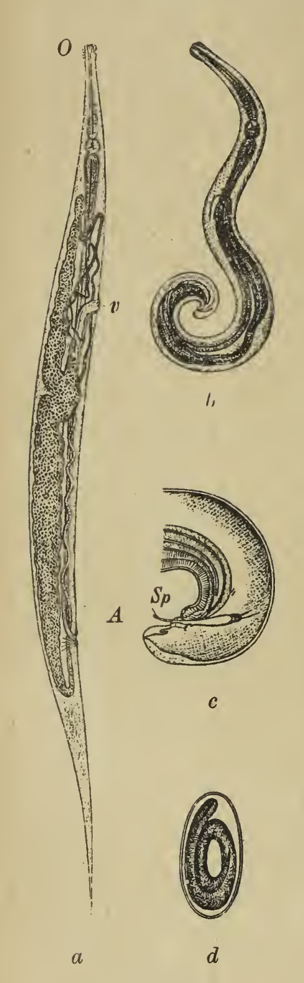


Fig. 388.
Oxyurus vermicularis (nach R. Leuckart).
a Weibchen. *O* Mund, *A* After, *V* Genitalöffnung. — *b* Männchen. $^{11}/_1$ — *c* Hinterende des letzteren vergrößert. *Sp* Spiculum. — *d* Ei mit Embryo. $^{320}/_1$

Die am Vorderende terminal gelegene Mundöffnung ist von Lippen und Papillen umgeben und führt in eine von einer Cuticula bekleidete, zuweilen mit Spitzen und Zähnen ausgestattete Mundhöhle. An diese schließt sich die enge, flaschenförmige Speiseröhre, deren Wand aus Radiärmuskeln gebildet ist und in ihrem dreiteiligen Lumen von einer Cuticula ausgekleidet wird (Fig. 388). Das Hinterende des Oesophagus ist zuweilen *(Rhabditis, Oxyurus)* zu einem Bulbus (Pharynx) angeschwollen, in welchem die Cuticula leistenartige Vorsprünge (Zähne) bildet und auch einzellige Drüsen liegen. Bei den *Trichotracheliden* ist der enge Oesophagus sehr lang und sein hinterer längerer Abschnitt von einer Reihe großer Zellen gebildet (Fig. 396). Seiner Funktion nach ist der Oesophagus ein Saugrohr, das durch geringe, von vorn nach hinten fortschreitende Erweiterungen Flüssig-

keiten einpumpt. Es folgt der gerade, in der Regel muskellose Mitteldarm sowie ein kurzer, muskulöser Enddarm, an dessen Wandung häufig noch Muskelfasern von der Haut herantreten. Zuweilen sind Darmblindsäcke vorhanden. Die Afteröffnung liegt ventral nicht weit vom hinteren Körperende. Sie kann fehlen *(Mermis)*. In anderen Fällen *(Mermis, Atractonema)* ist der Darm zu einem Zellstrang reduziert oder schwindet während der Entwicklung vollständig *(Allantonema mirabile)*.

Zwischen Haut und Darm finden sich in der Leibeshöhle bei einigen Nematoden dünne Lamellen von Bindesubstanz.

Das *Exkretionsorgan* der Nematoden besteht aus einem in jeder Seitenlinie verlaufenden Kanal (Fig. 389). Beide Seitenkanäle vereinigen sich in der vorderen Körpergegend zu einem Endgang, der durch einen ventralen Porus ausmündet. Bei manchen Formen ist bloß der linke Kanal vorhanden; in einigen Fällen fehlt das Organ vollständig *(Trichotrachelidae, Allantonema)*. Die Exkretionskanäle gehören als intracelluläre Gänge einer einzigen großen Zelle an. Bei *Enopliden* und *Anguilluliden* sind die Seitenkanäle oft durch eine unpaare sog. Bauchdrüse ersetzt. In den Nieren der Nematoden handelt es sich vielleicht um eine exkretorische Hautdrüse, welche die fehlenden Nephridien substituiert.

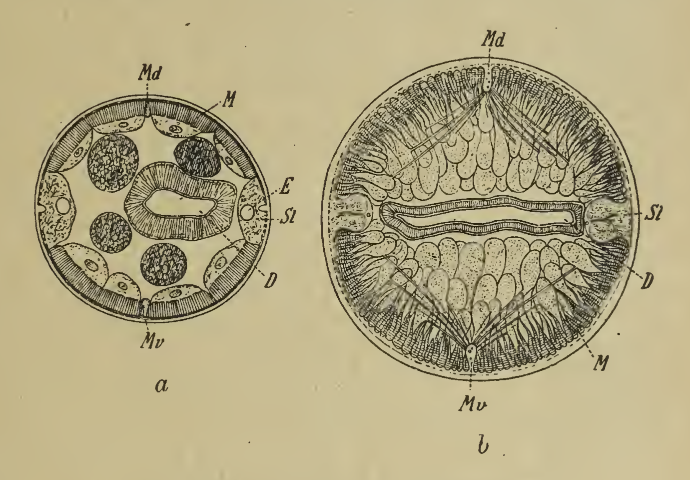


Fig. 389. Querschnitte von Nematoden.
a vom Meromyariertypus *(Sclerostomum)*, *b* vom Polymyariertypus *(Ascaris lumbricoides)* (nach R. Leuckart, *a* etwas verändert und schematisiert). *M* Muskelzellen, *Md* dorsale, *Mv* ventrale Medianlinie, *Sl* Seitenlinie, *E* Exkretionskanal, *D* Darm.

In der Leibeshöhle der Nematoden finden sich der Körperwand, häufig den Seitenlinien anliegend große, vielfach verästelte Zellen, welche die Fähigkeit besitzen, gewisse Substanzen in sich aufzuspeichern. Diese in der Vier- oder Sechszahl, auch größerer Anzahl auftretenden Gebilde sind als *büschelförmige* oder *phagocytäre* Organe bekannt.

Das größtenteils in der Subcuticula gelegene Nervensystem (Fig. 390) der Nematoden *(Ascaris megalocephala)* besteht aus einem Nervenring in der Umgebung des Oesophagus, der nach vorn sechs Nerven entsendet, von denen zwei lateral, vier submedian verlaufen und die Papillen im Umkreis des Mundes versorgen; nach hinten gehen bis zum Körperende vom Nervenring vier Nervenstämme aus, je ein stärkerer in der Rücken-

und Bauchlinie gelegener Mediannerv sowie ein dorsal neben jeder Laterallinie verlaufender Sublateralnerv, während ein ventraler Sublateralnerv jederseits aus dem Bauchnerv hervorgeht. Ganglien liegen im Nervenring am Ursprung der hinteren Nervenstämme, insbesondere aber können zwei Seitenganglien unterschieden werden. Vor der Kloake liegt im Bauchnerv ein Analganglion, von dem beim Männchen ein die Kloake umgebender Nervenring ausgeht. Rücken- und Bauchnerv sind durch Kommissuren miteinander verbunden, und zwar sind rechts mehr Kommissuren vorhanden als links; solche bestehen auch hinten zwischen Bauchnerv und ventralem Sublateralnerv. Alle Längsnerven stehen am hinteren Ende miteinander in Verbindung.

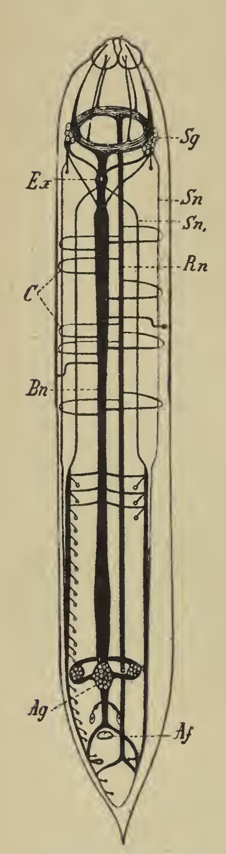


Fig. 390. Schema des Nervensystems einer männlichen *Ascaris megalocephala* (nach Brandes).

Sg Seitenganglion des Schlundringes, *Bn* ventraler, *Rn* dorsaler Mediannerv, *Sn* dorsaler, *Sn,* ventraler Sublateralnerv, *C* Kommissuren, *Ag* Analganglion, *Ex* Exkretionsporus, *Af* After.

Als Sinnesorgane sind die vornehmlich in der Nähe des Mundes und beim Männchen am Hinterleibe auftretenden Sinnespapillen sowie bei frei lebenden Nematoden Augen hervorzuheben.

Die Nematoden sind in der Regel getrennten Geschlechtes. Nur wenige Formen (mehrere *Rhabditis*arten, die parasitäre Generation von *Angiostomum nigrovenosum,* von *Allantonema* u. a.) sind Hermaphroditen. Interessant ist das Vorkommen von Männchen bei hermaphroditischen *Rhabditiden* (Maupas). Auch Parthenogenese wurde für einige Formen (so *Rhabditis schneideri* u. a.) konstatiert.

Beiderlei Geschlechtsorgane werden durch oft vielfach geschlängelte Röhren gebildet, welche in ihrem oberen Abschnitte die Keimzellen erzeugen, in ihrem unteren Teile die Leitungswege und Behälter für jene darstellen. Die in der Regel paarigen, im distalen Abschnitte als Oviduct und Uterus fungierenden Ovarialschläuche sitzen einer kurzen Vagina auf, welche ventral in der Körpermitte, zuweilen dem vorderen, selten dem hinteren Körperende genähert ausmündet (Fig. 388). Die heranwachsenden Eizellen sitzen einem zentralen Rhachisstrange an (Fig. 170). Der männliche Geschlechtsapparat erweist sich fast allgemein als unpaarer Schlauch und mündet durch seinen als Samenleiter dienenden Endabschnitt nahe dem hinteren Körperende mit dem Darm aus. Häufig enthält der gemeinsame Kloakenabschnitt in einer dorsalen taschenförmigen Ausbuchtung ein oder zwei spitze cuticulare Stäbe, sog. *Spicula,* welche durch einen besonderen Muskelapparat vor- und wieder zurückgezogen werden und zur Fixierung bei der Begattung dienen. Oft *(Strongyliden)* kommt noch eine schirmförmige Bursa (Fig. 397) hinzu,

oder es ist der Endteil der Kloake in Form eines Begattungsgliedes vorstülpbar *(Trichinella)*. Dann liegt die Kloakenöffnung beinahe am hinteren Körperende (Acrophalli), aber doch noch ventral. Fast überall sind in der Nähe des hinteren Körperendes beim Männchen Papillen vorhanden, deren Zahl und Anordnung wichtige Artcharaktere liefert. Für die Männchen erscheint die geringere Körpergröße sowie das meist gekrümmte hintere Körperende charakteristisch. Die Samenkörperchen sind kegelförmig (Fig. 77 *b*) oder kugelig und amoeboid beweglich.

Die Nematoden sind in der Regel ovipar, selten lebendig gebärend. Die Eier besitzen meist eine harte Schale und können in verschiedenen Stadien der Embryonalentwicklung oder vor Beginn derselben abgesetzt werden. Bei lebendig gebärenden Formen verlieren die Eier ihre in diesem Falle zarte Hülle schon im Fruchtbehälter des Muttertieres *(Trichinella, Filaria)*. Die Furchung ist eine nahezu äquale und führt zur Entstehung einer Gastrula durch Invagination oder Epibolie. Der schlitzförmige Urmund schließt sich von hinten nach vorn. Aus den beiden Zellschichten gehen Körperwand und Mitteldarm hervor. Das mittlere Keimblatt wird durch zwei seitlich am Urmundrande gelegene Zellstreifen (Ectomesoderm) angelegt, während eine durch ihre Größe hervorragende Zelle die Genitalanlage (vielleicht Repräsentant des Entomesoderms) bildet. Oesophagus, Enddarm und Nervensystem entstehen vom Ectoderm. Anstatt der ursprünglich plumpen Form gewinnt der Embryo allmählich eine langgestreckt-zylindrische Gestalt und liegt nun in mehreren Windungen in der Eischale eingerollt. Die Entwicklung ist bei den freilebenden Formen direkt, bei den parasitischen Nematoden meist eine Metamorphose, die in vielen Fällen nicht an dem Wohnorte des Muttertieres zum Ablaufe kommt. Die Jugendformen können ihren Aufenthaltsort in schlammigem Wasser oder in der Erde oder in einem Zwischenträger haben, in welchem sie frei oder in einer Bindegewebskapsel eingeschlossen leben. Fast durchwegs besitzen die Embryonen eine durch die besondere Form des Mund- und Schwanzendes bezeichnete Gestalt, zuweilen auch einen Bohrzahn. Im besonderen erweist sich die bei vielen parasitischen Formen auftretende *rhabditis*förmige Larve (Fig. 391) mit zugespitztem hinteren Körperende und doppelter Anschwellung des Oesophagus sowie Zahnapparat im Oesophagealbulbus als eine für diese Wurmgruppe phyletische Larvenform. Im Laufe der weiteren Entwicklung erfolgt eine mehrmalige (häufig viermalige) Häutung.

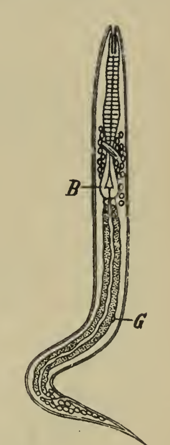


Fig. 391. Frisch ausgeschlüpfte Larve von *Ancylostoma duodenale* (nach Looss). $^{250}/_{1}$
B Oesophagealbulbus, *G* Genitalanlage.

Die postembryonale Entwicklung der Nematoden bietet zahlreiche Modifikationen. Im einfachsten Falle geschieht die Übertragung der noch von den Eihüllen umschlossenen Embryonen passiv mit der Nahrung, bezw.

Trinkwasser *(Oxyurus, Ascaris, Trichocephalus)*. In anderen Fällen gelangen die Jugendformen in einen Zwischenträger, in welchem sie von einer Kapsel umschlossen und passiv in den Magen oder Darm des definitiven Trägers übergeführt werden, so die mit der Nahrung noch innerhalb der Eihüllen von den Mehlwürmern aufgenommenen Embryonen von *Spiroptera obtusa* der Hausmaus im Leibesraum der Zwischenträger. Bei der viviparen *Trichinella (Trichina) spiralis* liegt insofern eine Modifikation dieses Entwicklungsmodus vor, als die Wanderung ihrer Larven und die Ausbil-



Fig. 392. *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum.*

a Parasitische Generation. *G* Genitaldrüse, *O* Mund, *D* Darm, *A* After, *N* Nervenring, *Drz* Drüsenzellen, *Z* isolierte Spermien derselben. — *b* Männchen (♂) und Weibchen (♀) der Rhabditisgeneration. *Ov* Ovarium, *V* weibliche Genitalöffnung, *T* Hoden, *Sp* Spicula.

dung derselben zu den eingekapselten Muskeltrichinen in demselben Tiere erfolgt, welches die geschlechtsreifen Darmtrichinen enthält.

Nicht selten schreitet die Entwicklung der eingewanderten Nematodenlarven im Zwischenträger bedeutend vor; so z. B. bei *Cucullanus elegans*, dessen Larven in Cyclopiden einwandern, dann in der Leibeshöhle dieser kleinen Krebse eine zweimalige Häutung unter wesentlicher Formveränderung erfahren und schon die charakteristische Mundkapsel des geschlechtsreifen Zustandes gewinnen, zu welchem sie sich erst im Darm des Barsches ausbilden. Eine ähnliche Entwicklungsweise kommt bei *Filaria medinensis* vor. Die in Pfützen gelangten Larven wandern in die Leibeshöhle der Cyclopiden ein und nehmen nach Abstreifung ihrer Haut eine Form an, die im allgemeinen den *Cucullanus*larven gleicht. Die Über-

tragung der Filarienlarve erfolgt wahrscheinlich mit dem Leibe der Cyclopiden.

Die Embryonen einiger Nematoden *(Ancylostoma, Strongylus, Sclerostomum)* entwickeln sich in feuchter schlammiger Erde nach Abstreifung der Haut zu kleinen sog. *rhabditisförmigen* Larven (Fig. 391) mit doppelter Anschwellung des Oesophagus und mit dreizähniger Pharyngealbewaffnung, ernähren sich an diesem Aufenthaltsorte selbständig, wachsen und erhalten nach Abstreifung der Haut eine andere Gestaltung. Schließlich gelangen sie (bei *Ancylostoma* wie auch bei *Strongyloides* durch aktive Einwanderung in die Haut des definitiven Wirtes) zu parasitischem Leben in den bleibenden Wohnort, wo sie noch weitere Häutungen und Formveränderungen bis zur Geschlechtsreife erfahren.

Bei einer Anzahl von Nematoden wechselt eine im Freien in feuchter Erde lebende getrenntgeschlechtliche rhabditisförmige Generation mit einer parasitären Generation ab. Es besteht hier somit Heterogonie. Bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum* (Fig. 392) ist die bis 13 *mm* lange parasitische Generation hermaphroditisch und lebt in der Lunge der Batrachier. Sie ist lebendiggebärend. Ihre Brut durchsetzt den Darm der Träger, gelangt mit dem Kote in feuchte Erde oder in schlammiges Wasser und bildet sich in kurzer Zeit zu der 1—2 *mm* langen, getrenntgeschlechtlichen Rhabditisgeneration aus (Fig. 392 *b*). In den befruchteten Weibchen dieser letzteren entwickeln sich nur zwei bis vier Embryonen, die in die Leibeshöhle des mütterlichen Körpers eindringen und von den zu einem körnigen Detritus zerfallenden Körperteilen der Mutter sich ernähren. Schließlich gelangen die Jungen ins Freie und wandern durch die Mundhöhle und Stimmritze in die Lunge der Batrachier ein. Ein ähnlicher Wechsel mit freilebenden Rhabditisgenerationen ist für den im Darm des Menschen lebenden *Strongyloides stercoralis (Rhabdonema strongyloides)* sowie den hermaphroditischen Parasiten des Fichtenrüsselkäfers *(Allantonema mirabile)* nachgewiesen worden. Auch *Leptodera appendiculata* zeigt in ihrer Entwicklung einen ähnlichen Wechsel heteromorpher Generationen, der freilich insofern verschieden ist, als je nach Umständen fakultativ zahlreiche parasitische und freilebende Generationen aufeinander folgen können. Auch darin verhält sich *Leptodera* eigentümlich, daß die in Arion parasitierende Form getrenntgeschlechtlich ist, mundlos bleibt und sich durch den Besitz von zwei langen bandförmigen Cuticularanhängen am hinteren Körperende auszeichnet; sie wird erst nach der Auswanderung in feuchte Erde, nach Abstreifung der Haut und Verlust der Schwanzbänder geschlechtsreif.

Die Nematoden ernähren sich von organischen Säften, einige auch von Blut und vermögen dann mit ihrer Mundbewaffnung Wunden zu schlagen. Sie bewegen sich unter lebhaft schlängelnden Krümmungen nach der Bauch- und Rückenfläche, die somit als die Seitenflächen des sich bewegenden Körpers erscheinen. Ihrer Mehrzahl nach sind die Nematoden

Parasiten der Tiere, seltener von Pflanzen *(Tylenchus, Heterodera)*. Zahlreiche Nematoden leben frei im Süßwasser, im Meere oder im Erdboden, andere in faulenden vegetabilischen Substanzen, z. B. das Essigälchen in gärendem Essig und Kleister. Auch kann die Auswanderung des Parasiten notwendige Bedingung zum Eintritt der Geschlechtsreife sein, die erst bei

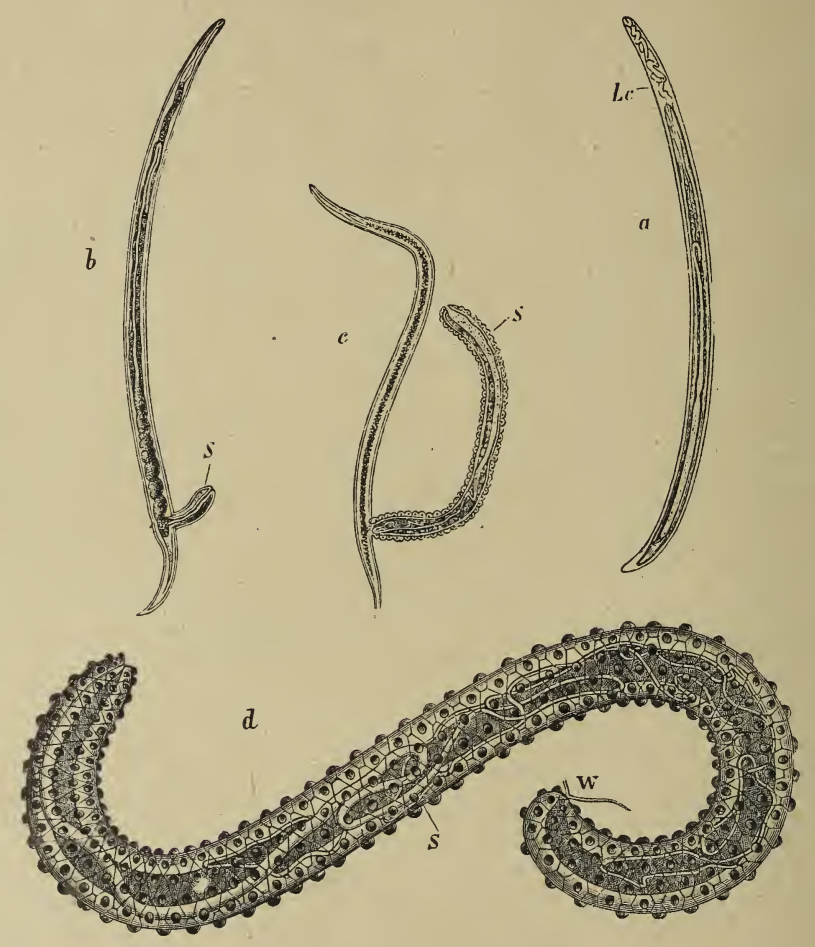


Fig. 393. *Sphaerularia bombi* (nach R. Leuckart).

a Männchen noch in der Larvenhaut *(Lc)*. $^{70}/_{1}$ *b* Weibchen mit halbausgestülpter Scheide *(S)*. $^{70}/_{1}$ *c* Dasselbe mit schlauchförmig ausgewachsener Scheide. $^{66}/_{1}$ *d* Ausgebildeter Schlauch der Scheide mit anhängendem Wurmkörper *(W)*. $^{10}/_{1}$

freiem Aufenthalt in feuchter Erde *(Mermis)* erfolgt. Etwas abweichend sind die Fälle kleiner Nematoden, deren Weibchen es ausschließlich sind, welche nach der Begattung in Insekten einwandern und durch die günstigen Ernährungsbedingungen als Parasiten nicht nur eine ansehnliche Größenzunahme, sondern mit der Brutproduktion auch eigentümliche Umgestaltungen des Körpers erfahren. Bei *Atractonema gibbosum* und dem merkwürdigen Schmarotzer der Hummel *Sphaerularia bombi* wandern die Weibchen

nach der im Freien erfolgten Begattung, jene in die Larven der Cecidomyia pini, diese in die überwinternden Hummelweibchen ein, bilden den Darm zu einem Zellenstrang, respektive Fettkörper zurück und bringen die Vagina zur Vorstülpung, welche den Uterus nebst Eiern, Ovarium und Darm in sich aufnimmt, während der Leib des Tieres als kleiner Anhang zusammenschrumpft (Fig. 393). Die Larven entwickeln sich schon im Körper des Trägers und gelangen schließlich ins Freie, wo sie entweder nach wenigen Tagen *(Atractonema)* oder erst nach Monaten zu Geschlechtstieren werden.

Zu bemerken ist die Fähigkeit kleiner Nematoden, der Austrocknung lange zu widerstehen und nach Befeuchtung wieder aufzuleben.

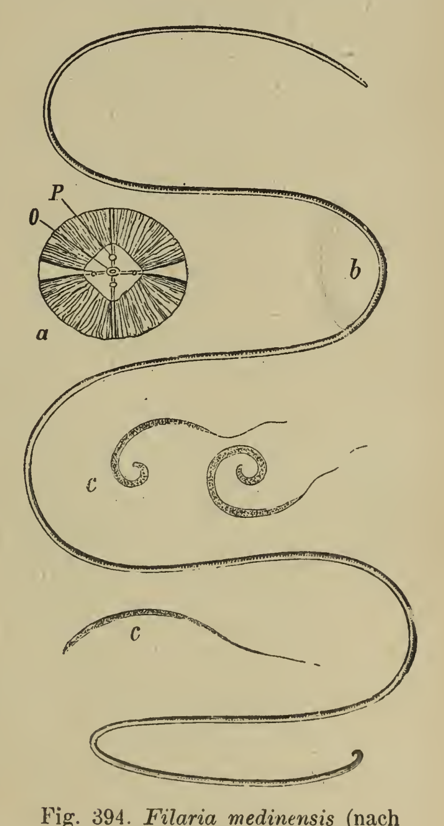


Fig. 394. *Filaria medinensis* (nach Bastian und R. Leuckart).

a Vorderende von der Mundfläche gesehen. *O* Mund, *P* Papillen. — *b* Trächtiges Weibchen. ca. $1/2$ — *c* Embryonen, stark vergr.

Fam. *Enoplidae.* Von geringer Größe, am Vorderkörper oft Borsten und Haare. Oesophagus ohne Bulbus. Seitenkanäle oft durch eine sog. Bauchdrüse ersetzt. An der Schwanzspitze münden häufig Drüsen, deren Sekret zum Anheften dient. Leben frei im Meere, Süßwasser oder in der Erde. *Dorylaimus maximus* Bütsch., in der Erde, Europa. *D. stagnalis* Duj., im Schlamme, Europa, Asien. *Monohystera vulgaris* Man. Süßwasser, Europa. *Enoplus tridentatus* Duj., Mittelmeer, Atl. Oz. *Thoracostoma globicaudatum* Schn. Nordsee.

Hier schließen sich die Familien der *Desmoscoleciden* und *Chaetosomatiden* an.

Fam. *Anguillulidae.* Nematoden meist von geringer Körpergröße. Oesophagus mit doppelter Anschwellung. Zuweilen ein Stachel in der Mundhöhle. Männchen mit zwei Spicula, zuweilen mit Bursa. Hinterende des Weibchens zugespitzt. Seitenkanäle oft durch sog. Bauchdrüsen ersetzt. Einige Arten leben in Pflanzen oder Tieren parasitisch, andere in gärenden oder faulenden Stoffen, die meisten frei in der Erde oder im Wasser. *Tylenchus* Bastian. Mit kleiner Mundhöhle, in der ein kleiner Stachel liegt. *T. scandens* Schn. (*Anguillula tritici* Needh.), Weizenälchen. In gichtkranken Weizenkörnern. Mit der Aussaat dieser Körner erwachen in der feuchten Erde die eingetrockneten Jugendformen und dringen in die aufkeimenden Weizenpflänzchen ein. Hier überwintern sie ohne Veränderung, bis im Frühjahr sich in der Achse des Triebes die Ähre anlegt. In diese dringen sie ein, wachsen aus und werden geschlechtsreif, während die Ähre blüht und reift. Sie begatten sich, die Weibchen legen die Eier ab, aus denen Embryonen auskriechen, die in den Weizenkörnern verbleiben. *T. dipsaci* Kühn, in den Blütenköpfen der Weberkarde. *T. davainei* Bastian, an Wurzeln von Moos und Gras. *Heterodera schachti* Schm. An den Wurzeln der Runkelrübe, auch an denen des Kohls, des Weizens, der Gerste etc. Ursache der Rübenmüdigkeit. *Rhabditis teres* Schn., in feuchter Erde und

faulenden Substanzen. *Rh. flexilis* Duj., in den Speicheldrüsen von Agriolimax agrestis. *Rh. schneideri* Bütsch., in faulenden Pilzen. Pflanzt sich parthenogenetisch fort. *Anguillula aceti* Ehrbg., Essigälchen oder Kleisterälchen, von 1—2 *mm* Länge, in Kleister, gärendem Essig.

Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum Rud. (Fig. 392). Entwicklung eine Heterogonie. Die im Schlamm lebende Rhabditisgeneration ist klein und getrenntgeschlechtlich, die größere parasitierende Form in der Lunge der Batrachier hermaphroditisch. *Strongyloides (Anguillula) stercoralis* Bavay (*Rhabdonema strongyloides* Leuck.). Die parasitische, als *Anguillula intestinalis* bekannte Generation im Darm des Menschen in Cochinchina, Japan, Amerika, Afrika und Italien, bei der sog. cochinchinesischen Diarrhoe beobachtet, nach Leuckart hermaphroditisch, nach Rovelli parthenogenetisch sich fortpflanzend. Die als *Anguillula stercoralis* beschriebene frei lebende Form ist die zugehörige getrenntgeschlechtliche Rhabditisgeneration, die aber in Europa in der Regel ausfällt. Die Infektion erfolgt nicht bloß mit der Nahrungsaufnahme, sondern auch durch die Haut. *Leptodera appendiculata* Schn., in feuchter Erde. Die mundlose, anfänglich mit zwei bandförmigen Cuticularanhängen am Hinterende versehene Zwischengeneration lebt in Arion empiricorum, wird aber erst im Freien geschlechtsreif und ist wie die im Freien lebende Rhabditisgeneration getrenntgeschlechtlich. *Allantonema mirabile* Leuck., nierenförmig, ohne Darm, Hermaphrodit. In der Leibeshöhle des Fichtenrüsselkäfers (Hylobius pini) von einer Hülle umgeben und durch Tracheen festgehalten. Mit einer im Freien lebenden getrenntgeschlechtlichen Rhabditisgeneration. *Atractonema gibbosum* Leuck., in der Leibeshöhle der Larve von Cecidomyia pini, ohne Mund und After, Darm zu einem Zellstrange umgewandelt. Vagina zu einem großen buckelartigen, den Genitalapparat aufnehmenden Anhange ausgestülpt. Die Begattung erfolgt im Freien, die Einwanderung in Cecidomyia beschränkt sich auf das weibliche Tier, welches dann den Vorfall der Vagina erleidet. *Sphaerularia bombi* Duf. In der Leibeshöhle überwinterter Hummelweibchen. Der kleine Wurm mit vorgestülpter Vagina, die zu einem 15 *mm* langen, den Genitalapparat aufnehmenden Schlauch heranwächst (Fig. 393). Die Jungen werden schon in der Hummel frei, aber erst im Freien bei einer Länge von zirka 1 *mm* geschlechtsreif. Nach der Begattung wandern dann die befruchteten Weibchen in den Körper überwinternder Hummelweibchen ein.

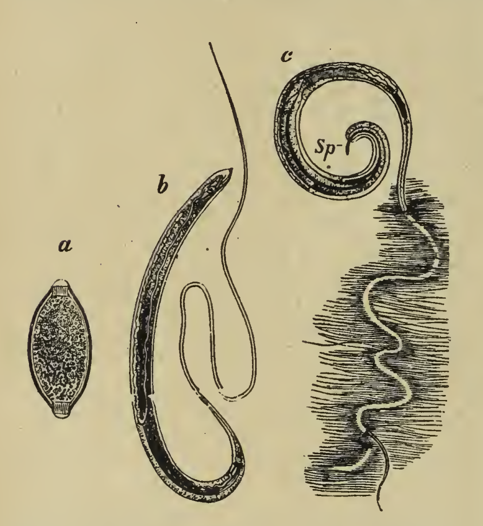


Fig. 395. *Trichocephalus trichiurus (dispar)* (nach R. Leuckart).

a Ei. 360/1 *b* Weibchen. *c* Männchen, mit dem Vorderleib in die Darmschleimhaut eingegraben. *Sp* Spiculum. ca. 3/1

Fam. *Mermitidae.* Afterlose Nematoden von dünnem, sehr langgestrecktem Körper. Mit meist sechs Kopfpapillen. Mitteldarm zu einem Fettkörper umgewandelt. Das männliche Schwanzende verbreitert und mit ein oder zwei Spicula und meist drei Längsreihen zahlreicher Papillen versehen. Leben in der Larvenzeit in der Leibeshöhle von Insekten und wandern in feuchte Erde, manche ins Wasser aus, wo sie geschlechtsreif werden und sich begatten. *Mermis nigrescens* Duj. gab die Veranlassung zu der Fabel vom Wurmregen. Die Eier besitzen eine dicke braune Schale mit zwei quastenförmigen Anhängen. *M. albicans* Sieb. v. Siebold konstatierte experi-

mentell die Einwanderung der Larven in die Räupchen der Spindelbaummotte (Hyponomeuta evonymella). Leben beide in der Erde. *Paramermis contorta* Linst. Lebt im Wasser.

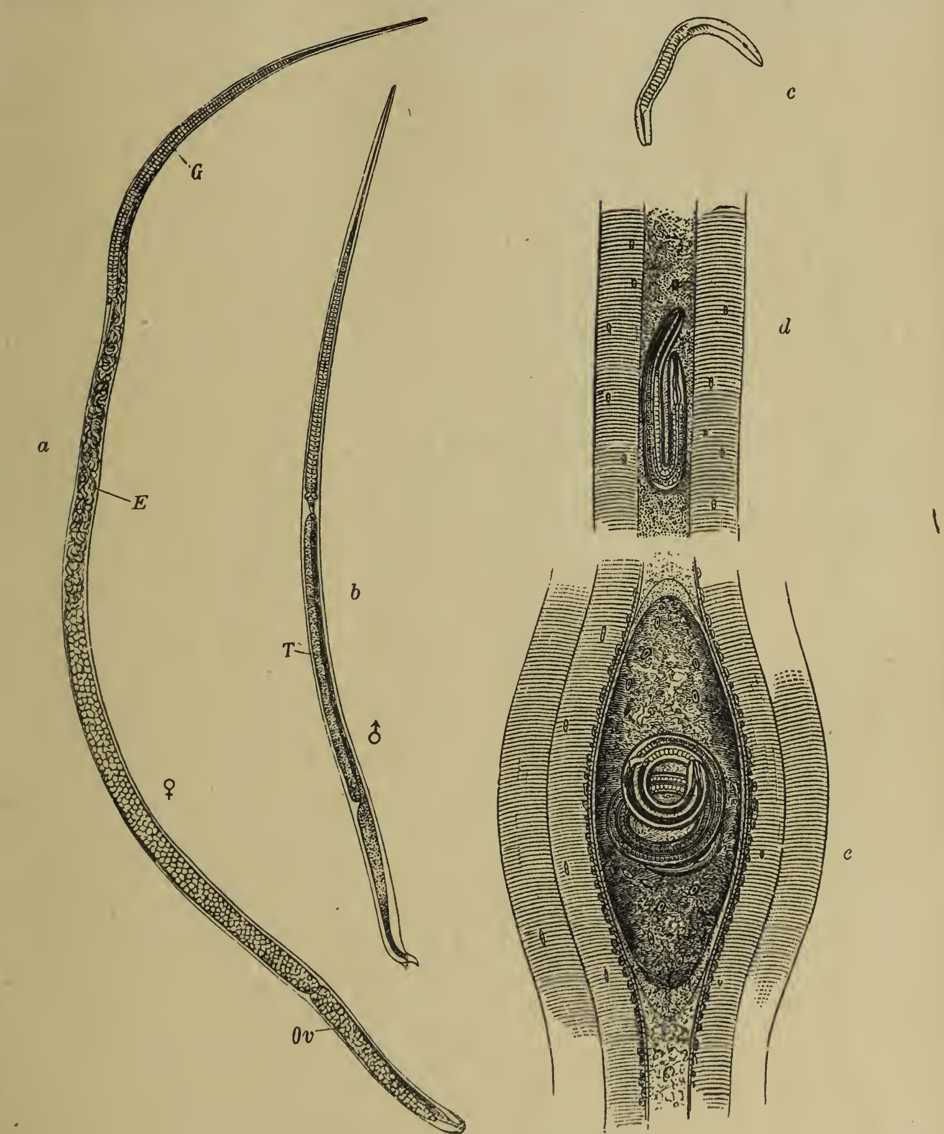


Fig. 396. *Trichinella (Trichina) spiralis.*
a Weibliche Darmtrichine. *Ov* Ovarium, *G* Genitalöffnung, *E* Embryonen. $^{60}/_{1}$ — *b* Männchen. *T* Hoden. $^{80}/_{1}$ — *c* Larve, ca. $^{400}/_{1}$ — *d* in eine Muskelfaser eingewandert, etwas gewachsen. — *e* zur eingerollten Muskeltrichine ausgebildet und eingekapselt (nach Claus).

Fam. *Gnathostomatidae.* Körper fast zylindrisch, ganz oder nur im vorderen Teile mit Dornen bedeckt. *Gnathostoma (Cheiracanthus) hispidum* Fdschko., im Magen des Schweines.

Fam. *Filariidae.* Körper fadenförmig verlängert, oft mit sechs Mundpapillen, zuweilen mit einer hornigen Mundkapsel. Hinterende des Männchens gekrümmt oder spiralig eingerollt mit vier präanalen Papillenpaaren, zu denen jedoch noch eine

unpaare Papille hinzukommen kann, mit zwei ungleichen Spicula oder mit einfachem Spiculum.

Filaria Müll. Mit kleiner Mundöffnung und engem Oesophagealrohr. Die zuweilen der Papillen entbehrenden Arten leben meist im Bindegewebe, häufig unter der Haut. *F. (Dracunculus) medinensis* L., der Medinawurm, Guineawurm (Fig. 394), im Unterhautzellgewebe des Menschen in den Tropengegenden der alten Welt, wird 50 bis 80 *cm* lang. Der Kopf mit zwei medianen Lippen und drei Paaren seitlicher Papillen. Darm atrophiert. Weibchen vivipar. Geschlechtsöffnung fehlt. Männchen unbekannt. Der eingewanderte Wurm erzeugt nach erlangter Geschlechtsreife ein schmerzhaftes Geschwür der Haut (Dracontiasis), mit dessen Inhalt die Brut entleert wird. Die in das Wasser entleerten Filiarienembryonen wandern in Cyclopiden ein, bestehen hier eine Häutung und werden wahrscheinlich mitsamt dem Cyclopidenkörper durch den Genuß des Trinkwassers in den Menschen übertragen, gelangen in den Darm und von hier aus in die Leibeshöhle, wo die Begattung im Jugendzustande stattfinden dürfte, worauf die Männchen absterben, während die Weibchen in die Haut wandern. *F. immitis* Leidy lebt im rechten Ventrikel und Venensystem des Hundes, außerordentlich häufig im östlichen Asien, auch in Europa, besonders Italien; lebendiggebärend. Die Embryonen treten direkt in das Blut über, gelangen wie die Malariaparasiten mit dem aufgesogenen Blute in Anopheles- und Culexarten, wandern in die Malpighischen Gefäße ein, machen hier ihre weitere Entwicklung durch und treten sodann in die Leibeshöhle und das Labium ein. Beim Stich der Mücke erfolgt die weitere Übertragung auf den Hund. *Filaria bancrofti* Cobd. (*F. nocturna* Manson), in den Lymphgefäßen des Menschen in den Subtropen und Tropen. Ursache der Elephantiasis. Die Weibchen sind lebendiggebärend. Die Larven gelangen in das Blut (*Filaria sanguinis hominis* Lewis). Die Entwicklung erfolgt in der Brustmuskulatur von Culexarten, die weitere Übertragung wieder auf den Menschen durch den Stich. *F. equina* Abildg. (*papillosa* Rud.), im Peritoneum, auch im Auge des Pferdes und des Rindes. *F. loa* Guyot, im Unterhautbindegewebe der Neger am Kongo. *Spiroptera obtusa* Rud., im Magen der Hausmaus. *Sp. megastoma* Rud., in der Magenschleimhaut des Pferdes.

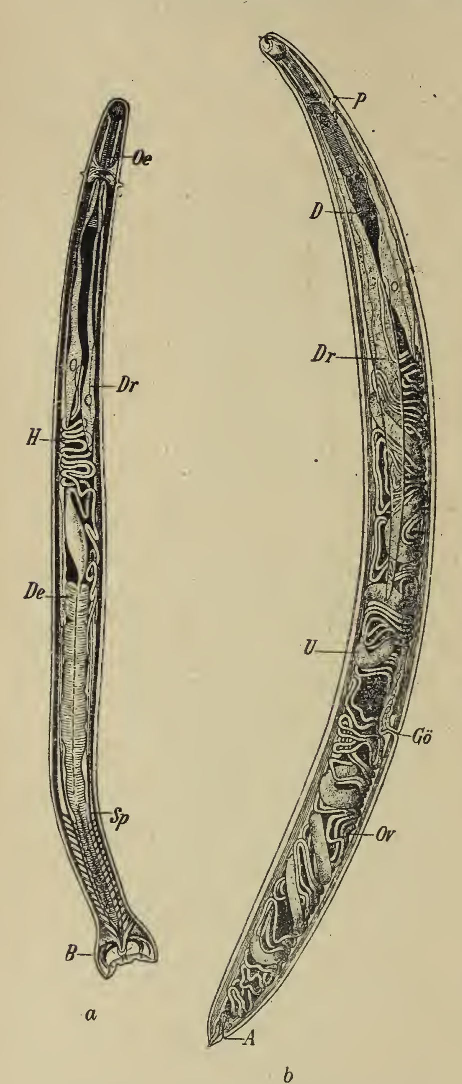


Fig. 397. *Ancylostoma duodenale* (nach Looss). $^{15}/_{1}$

a Männchen, *b* Weibchen. *Oe* Oesophagus, *D* Darm, *A* After, *H* Hoden, *De* Ductus ejaculatorius, *Sp* Spiculum, *B* Bursa, *U* Uterus, *Ov* Ovarium, *Gö* Genitalöffnung, *P* Porus excretorius, *Dr* Kopf- und Nackendrüsen.

Fam. *Trichotrachelidae.* Mit dünnem und langem Vorderkörper. Mundöffnung klein, papillenlos. Speiseröhre sehr lang, in einem einreihigen Zellstrang verlaufend. Ovarium einfach.

Trichocephalus Goeze. Mit peitschenförmig verlängertem Vorderleib und walzenförmigem, scharf abgesetztem Hinterleib, der die Geschlechtsorgane einschließt und beim Männchen eingerollt ist. Seitenfelder fehlen. Das einfache Spiculum mit einer beim Hervortreten sich umstülpenden Scheide. *T. trichiurus* L. (*dispar* Rud.), Peitschenwurm, im Blinddarm und Colon des Menschen, über die ganze Erde verbreitet. Die Würmer leben nicht frei im Darme, sondern mit dem fadenförmigen Vorderleib in die Schleimhaut eingegraben (Fig. 395). Die hartschaligen zitronenförmigen Eier treten mit dem Kote aus dem Körper des Wirtes noch ohne Zeichen beginnender Embryonalentwicklung, die erst nach längerem Aufenthalt im Wasser oder an feuchten Orten durchlaufen wird. Die Larven werden noch von der Eihülle umschlossen, direkt ohne Zwischenträger mittels des Wassers oder verunreinigter Speisen übertragen. *T. affinis* Rud. im Dickdarm und Blinddarm des Schafes und der Ziege. *T. crenatus* Rud. Im Dickdarm und Blinddarm des Schweines. *T. depressiusculus* Rud. Im Blinddarm des Hundes.

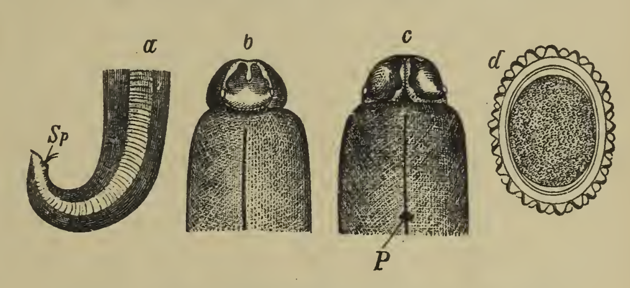


Fig. 398. *Ascaris lumbricoides* (nach R. Leuckart).

a Hinterende des Männchens, *Sp* Spicula. *b* Vorderende von der Rückenseite mit der dorsalen, zwei Papillen tragenden Mundlippe. *c* Dasselbe von der Bauchseite mit den beiden ventralen Mundlippen. *P* Excretionsporus. $^{8}/_{1}$ *d* Ei mit der in Buckeln vorspringenden Hülle. $^{350}/_{1}$

Trichosomum Rud. Körper haarförmig dünn, doch der Hinterleib des Weibchens aufgetrieben. Schwanzende des Männchens mit Hautsaum und einfachem Spiculum mit Scheide. *T. crassicauda* Bellingh., in der Harnblase der Wanderratte. Nach R. Leuckart lebt das Zwergmännchen im Uterus des Weibchens. Gewöhnlich finden sich 2 bis 3, seltener 4 oder 5 Männchen in einem Weibchen.

Trichinella Railliet (*Trichina* Ow.). Körper haardünn. Weibliche Geschlechtsöffnung weit nach vorne gerückt. Hinterleibsende des Männchens mit zwei konischen terminalen Zapfen, zwischen denen die Kloake vorgestülpt wird, ohne Spiculum. *T. spiralis* Ow., Trichine, im Dünndarm des Menschen und zahlreicher, vornehmlich fleischfressender Säugetiere, Weibchen 3—3·5 *mm* lang (Fig. 396). Die viviparen Weibchen bohren sich in die Zotten sowie die Darmwand ein und gelangen meist in die Lymphräume; etwa acht Tage nach ihrer Einwanderung beginnen sie dort Junge abzusetzen, welche passiv mit dem Lymph-, bezw. Blutstrom, teilweise wohl auch aktiv in die quergestreiften Muskeln des Körpers einwandern. Die Larven durchbohren das Sarcolemma, dringen in die Primitivbündel ein, deren Substanz unter lebhafter Wucherung der Muskelkerne degeneriert, und wachsen in einer schlauchförmigen Auftreibung der Muskelfaser während eines Zeitraumes von vierzehn Tagen zu spiralig zusammengerollten Würmchen aus, um welche sich innerhalb des verdickten Sarcolemmas von der entzündeten Bindegewebsumhüllung aus glashelle zitronenförmige Kapseln (von 0·4 *mm* Länge) bilden. In dieser anfangs sehr zarten, bald aber durch Schichtung verdickten und fest gewordenen, mit der Zeit allmählich verkalkenden Kapsel kann die jugendliche Muskeltrichine Jahre lang lebendig bleiben. Wird dieselbe mit dem Fleische des Trägers in den Darm eines Warmblüters übergeführt, so wird sie aus ihrer Kapsel durch die Wirkung des Magensaftes befreit und bringt die bereits ziemlich weit entwickelten Geschlechtsanlagen rasch zur

Reife. Schon drei bis vier Tage nach der Einfuhr sind die Muskeltrichinen zu Geschlechtstrichinen geworden, welche sich begatten und die in dem Träger wandernde Brut (ein Weibchen wohl bis 1000 Embryonen) erzeugen. Die Männchen sterben nach der Begattung ab. Als der natürliche Träger der Trichine ist vor allem die Hausratte zu nennen, welche die Kadaver des eigenen Geschlechtes nicht verschont und so die Trichineninfektion von Generation zu Generation erhält. Gelegentlich werden aber trichinenhaltige Kadaver von den omnivoren Schweinen gefressen, mit dessen Fleisch die Trichinenbrut in den Darm des Menschen gelangt und zur Ursache der so berüchtigten Trichinenkrankheit wird, welche, wenn die Einwanderung massenhaft erfolgt, einen tödlichen Ausgang nimmt.

Fam. *Strongylidae.* Mundöffnung von Papillen umgeben, bald eng, bald weit und in eine oft mit Zähnen bewaffnete Mundkapsel führend. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt am Hinterleibsende im Grunde einer schirm- oder kragenförmigen Bursa, deren Rand meist eine wechselnde Zahl von Papillen am Ende muskulöser Rippen trägt.

Eustrongylus Dies. Körper zylindrisch. Mit sechs vorspringenden Mundpapillen sowie mit einer Papillenreihe an jeder Seitenlinie. Bursa kragenförmig, ungerippt und vollständig geschlossen. Nur ein Spiculum vorhanden. Weibliche Geschlechtsöffnung weit vorne. Die Larven wahrscheinlich in Fischen. *E. visceralis* Gm. (*gigas* Rud.), Palissadenwurm. Weibchen bis 100 *cm* lang. Lebt vereinzelt im Nierenbecken verschiedener Säugetiere, sehr selten im Menschen.

Strongylus Rud. Mit sechs Mundpapillen und engem Mund. Zwei konische Halspapillen auf den Seitenlinien. Das hintere Körperende des Männchens mit schirmförmiger, unvollständig geschlossener Bursa. Mit zwei Spicula. Die weibliche Geschlechtsöffnung zuweilen dem hinteren Leibesende genähert. Leben großenteils in der Lunge und den Bronchen. *St. apri* Gm. (*paradoxus* Mehl.) in den Bronchen des Schweines, gelegentlich des Menschen. *St. filaria* Rud., in den Bronchen des Schafes.

Ancylostoma Dubini. Mit weitem Mund und am Rande kräftig bezahnter Mundkapsel. Im Grunde der Mundkapsel erheben sich zwei bauchständige Zähne. Am Mundende münden Drüsen. *Ancylostoma (Dochmius) duodenale* Dubini, Hakenwurm, 10—15 *mm* lang, im Dünndarm des Menschen, in Italien entdeckt, in den Nilländern massenhaft, auch sonst in den wärmeren Zonen verbreitet (Fig. 397). Beißt mit Hilfe der starken Mundbewaffnung Wunden in die Darmhaut und saugt auch Blut aus den Darmgefäßen. Die häufigen, von diesen Parasiten erzeugten Blutungen sind die Ursache der unter dem Namen der ägyptischen Chlorose, Tunnel-, Bergwerks- und Grubenwurmkrankheit bekannten Krankheit. Die Entwicklung der Eier erfolgt in Pfützen, die rhabditisförmigen Larven (Fig. 391) dringen nach L o o s s durch die Haut ein, gelangen in die kleinen Venen und Lymphgefäße der Haut und von da mit dem Kreislaufe in die Lungenkapillaren, aus diesen in die Lunge und durch die Luftwege und den Rachen in den Darm. Die Larven können auch mit der Nahrung übertragen werden. *A. (Dochmius) trigonocephalum* Rud., im Hund. *Necator americanus* Stiles. Im Menschen im südöstlichen Nordamerika, Kuba, Brasilien, Afrika, auch nach Italien verschleppt. Verursacht schwere Erkrankungen. *Sclerostomum equinum* Müll. (*Strongylus armatus* Rud.). Im Darm und den Gekrösarterien des Pferdes. *Cylichnostomum tetracanthum* Mehl., im Darm des Pferdes. Die Jugendformen kapseln sich nach der Einwanderung in den Darm in der Wandung des Dickdarmes und Coecums ein, verwandeln sich in der Kapsel in die definitive Form und durchbrechen dieselbe wieder, um in den Darm zurückzugelangen. *Cucullanus elegans* Zed., Kappenwurm, im Barsch. *Syngamus trachealis* Sieb. In der Trachea und den Bronchen verschiedener Vögel. Nordamerika, Europa.

Fam. *Ascaridae.* Körper ziemlich gedrungen, mit drei papillentragenden Mundlippen, von denen die eine der Rückenfläche zugekehrt ist, während die beiden

anderen in der Ventrallinie zusammenstoßen. Hinterleibsende des Männchens ventralwärts gekrümmt, meist mit zwei Spicula.

Ascaris L. Polymyarier mit drei starken Mundlippen, deren Rand bei den größeren Arten gezähnelt ist. Oesophagealbulbus nicht vorhanden. Schwanzende meist kurz und kegelförmig, im männlichen Geschlecht mit zwei Spicula (Fig. 398). *A. lumbricoides* L., der menschliche Spulwurm, lebt im Dünndarm, ist weit verbreitet, 20 bis 40 *cm* lang, in einer kleineren Varietät (*A. suilla* Duj.) im Schwein. Die Eier gelangen in das Wasser oder in feuchte Erde, verweilen hier eine Reihe von Monaten bis zum Ablauf der Embryonalentwicklung und werden direkt in den Darm des späteren Wirtes übergeführt. *A. megalocephala* Cloq. im Pferd. *A. canis* Werner (*mystax* Zed.), im Hund. *A. felis* Goeze, in der Katze. Beide gelegentlich Parasiten des Menschen. Bei beiden das Vorderende mit zwei flügelförmigen Anhängen. *Heterakis vesicularis* Fröl. In den Blinddärmen von Huhn, Ente, Gans.

Oxyurus Rud. Meromyarier mit meist drei Mundlippen, die kleine Papillen tragen. Das hintere Ende der Speiseröhre zu einem kugeligen Bulbus mit Zahnapparat erweitert. Hinterleibsende des Weibchens pfriemenförmig verlängert, des Männchens stumpf und mit einfachem Spiculum (Fig. 388). *O. vermicularis* L., der Pfriemenschwanz oder Madenwurm, im Dickdarm des Menschen, über alle Länder verbreitet. Weibchen zirka 10 *mm* lang. Die Übertragung der von den Eihüllen umschlossenen Embryonen erfolgt direkt. *O. curvula* Rud., im Blinddarm des Pferdes.

5. Ordnung. **Nematomorpha.**[1])

Langgestreckte nematodenähnliche Aschelminthen ohne Seitenlinien, mit Cerebralring und Bauchnervenstrang, mit engem, teilweise rückgebildetem Darm. Bis zur Geschlechtsreife parasitisch.

Die systematische Stellung der von Vejdovský als *Nematomorpha* bezeichneten Würmer ist nicht sicher zu beurteilen. Gewöhnlich zu den Nematoden eingereiht, bieten die hieher gehörigen Formen so vielfache Besonderheiten im Bau, daß jedenfalls ihre Trennung von den Nematoden gerechtfertigt erscheint.

Der mit einer Cuticula überdeckte Körper ist langgestreckt fadenförmig, ähnlich jenem der Nematoden (Fig. 399). Die Leibeswand (Fig. 400) weist keine Seitenlinien auf, dagegen findet sich bei *Gordius* eine ventrale,

---

[1]) Außer Meißner, Rohde, Bürger, Tretjakoff vgl. H. Grenacher, Zur Anatomie der Gattung Gordius. Zeitschr. f. wiss. Zool. XVIII. 1868. M. A. Villot, Monographie des dragonneaux. Arch. zool. expér. III. 1874. Fr. Vejdovský, Zur Morphologie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIII. 1886. Studien über Gordiiden. Ebenda. XLVI. 1888. Organogenie der Gordiiden. Ebenda LVII. 1894. H. B. Ward, On Nectonema agile. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Coll. XXIII. 1892. L. Camerano, Monografia dei Gordii. Mem. Accad. Torino XLVII. 1897. Th. H. Montgomery, The adult Organisation of Paragordius varius. Zool. Jahrb. XVIII. 1903. The Development and Structure of the Larva of Paragordius. Proc. Acad. Natur. Sc. Philadelphia 1904. M. Rauther, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XL. 1905. H. F. Nierstrasz, Die Nematomorpha der Siboga-Expedition. Leiden 1907. J. Švábeník, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nematomorphen (tschech.). Ber. böhm. Gesellsch. d. Wiss. Prag 1909. S. Bock, Zur Kenntnis von Nectonema und dessen systematische Stellung. Zool. Beiträge Uppsala. II. 1913. A. Mühldorf, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und zu den phylogenetischen Beziehungen der Gordiuslarve. Zeitschr. f. wiss. Zoll. CXI. 1914.

bei *Nectonema* außerdem eine dorsale Medianlinie. Das Nervensystem besteht aus einem den Oesophagus umgebenden ringförmigen Teile und dem sich anschließenden unpaaren Bauchstrang, der bis an das hintere Körperende reicht und mit der ventralen Medianlinie durch Nervenfasern verbunden ist. Der terminale Mund ist sehr klein oder obliteriert, auch der Darm beim ausgebildeten Tiere eng und streckenweise rückgebildet. Die Leibeshöhle erscheint bei *Gordius* von einem Epithel bekleidet, aus dessen Wucherungen das sog. perienterische Zellgewebe hervorgeht. Von diesem Epithel werden dorsoventral verlaufende Mesenterien gebildet, an denen auch die Genitalorgane befestigt liegen. Die Nematomorphen sind getrennten Geschlechts. Bei *Gordius* sind die Genitalorgane paarig. Die gelappten Ovarien hängen dem dorsalen Mesenterium an, in welchem auch die beiden Eibehälter (Uteri) liegen, die hinten durch ein Atrium mit dem After in einer Kloake ausmünden. Dazu kommt ein in das Atrium einmündendes Receptaculum seminis. Auch die paarigen männlichen Keimdrüsen öffnen sich hinten in die Kloake. Desgleichen liegt bei *Nectonema* die Genitalöffnung hinten terminal.

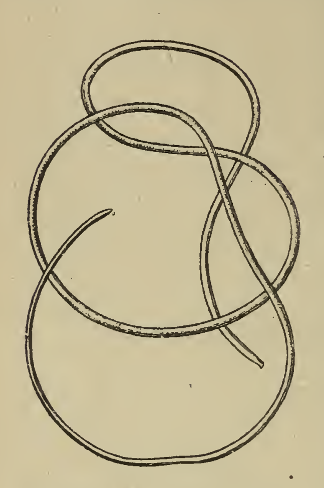


Fig. 399. Geschlechtsreifer *Gordius* (Original). $^1/_1$

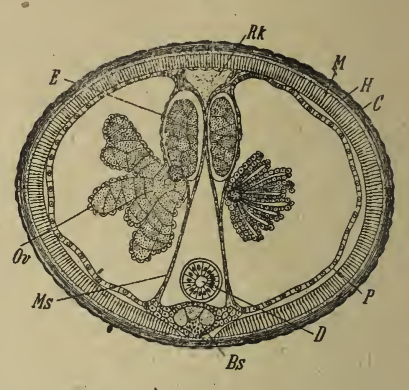


Fig. 400. Querschnitt durch ein Weibchen von *Parachordodes (Gordius) tolosanus* (nach Vejdovský).
C Cuticula, *H* Hypodermis, *M* Längsmuskelschichte, *P* Epithel der Leibeshöhle, *Ms* Mesenterien, *D* Darm, *Bs* Bauchstrang, *Ov* Ovarium, *E* Eibehälter (Uterus), *Rk* Rückenkanal.

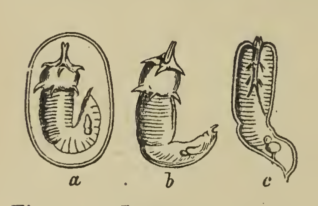


Fig. 401. Larven von *Parachordodes tolosanus (subbifurcus)* (nach Meissner). ca. $^{250}/_1$
a In der Eihülle mit vorgeschobenem Rüssel, *b* außerhalb der Eihülle, *c* mit eingestülptem Vorderende.

Die Nematomorphen leben im Jugendzustande in der Leibeshöhle von Arthropoden, wandern aber zur Begattungszeit in das Wasser aus, wo sie vollkommen geschlechtsreif werden.

Fam. *Gordiidae,* Saitenwürmer. Ohne dorsale Medianlinie. Schwanzende des Männchens gabelig. Im Süßwasser. Die mit Stachelkränzen und am Vorderende mit Stiletten versehenen Larven (Fig. 401) durchbohren die Eihüllen, wandern in Insektenlarven (Chironomuslarven, Ephemeridenlarven) ein, und kapseln sich hier ein. Schwimmkäfer und andere Raubinsekten des Wassers nehmen mit dem Fleische der Ephemeridenlarve die eingekapselten Jugendformen auf, die sich nun in der Leibeshöhle der neuen größeren Träger zu jungen Gordiiden entwickeln und zur Zeit

der Erlangung der Geschlechtsreife in das Wasser auswandern. *Gordius aquaticus* L. (*villoti* Rosa), *Parachordodes tolosanus* Duj. (*subbifurcus* Sieb.), Mitteleuropa. *Paragordius varius* Leidy, Nordamerika. *Chordodes ornatus* Grenacher. Philippinen.

Fam. *Nectonematidae.* Mit beiden Medianlinien, längs derselben zwei Reihen haarähnlicher Borsten. Das Männchen mit ventralwärts gebogenem konischen Körperende. After fehlt. Marin. *Nectonema agile* Verrill. Atlantisch, Nordamerika, auch in Neapel gefunden. Jugendform in Periclimenes (Palaemonetes).

6. Ordnung. **Acanthocephali, Kratzer.**[1])

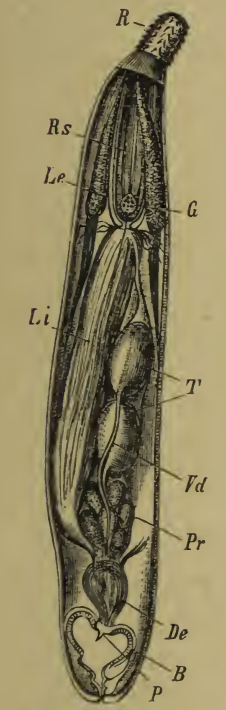


Fig. 402. Männchen von *Echinorhynchus lucii (angustatus)* (nach R. Leuckart). $^{17}/_1$

R Rüssel, *Rs* Rüsselscheide, *Li* Ligament, *G* Ganglion, *Le* Lemnisci, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *Pr* Anhangsdrüsen, *De* Ductus ejaculatorius, *P* Penis, *B* eingestülpte Bursa.

Endoparasitische Aschelminthen von walzenförmigem Körper, vorn mit einstülpbarem hakentragenden Rüssel, ohne Darm.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Acanthocephalen sind unklar und ihre von manchen Forschern vorgenommene nähere Zusammenordnung mit den Nematoden wird durch die Organisationsverhältnisse nicht genügend begründet.

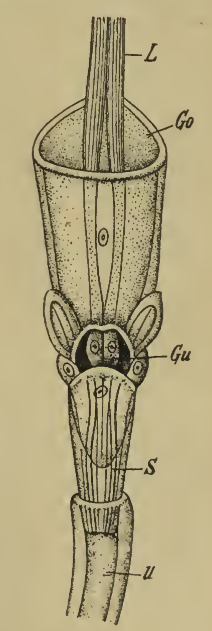


Fig. 403. Uterusglocke von *Echinorhynchus trichocephalus* (nach Kaiser).

Go obere, *Gu* untere Glockenöffnung, *L* Ligament, *S* Glockenschlundgänge, *U* Uterus.

Der schlauchförmige, oft quergeringelte Körper (Fig. 402) beginnt mit einem Widerhaken tragenden Rüssel, welcher in einen in die Leibeshöhle hineinragenden muskulösen Sack (Rüsselscheide) zurückgezogen werden kann. Das hintere Ende dieser Rüsselscheide wird durch ein Band und durch Retractoren (Retinacula) an der Leibeswand befestigt. Die Körperwand ist von einer zarten Cuticula überdeckt, unter welcher eine hohe, faserig differenzierte Subcuticula liegt. Nach innen folgt die aus einer äußeren Ring- und inneren Längsmuskelschichte bestehende Leibesmuskulatur. Die Subcuticula bildet zwei neben der Rüsselscheide in die Leibeshöhle hineinhängende birnförmige Wucherungen, die Lemnisci. Eigentümlich ist den Acanthocephalen ein in der unteren Schichte der Subcuticula gelegenes Netz von Lakunen, die eine körnchenreiche Ernährungsflüssigkeit führen. Es zerfällt in zwei getrennte Abschnitte. Mit dem vorde-

[1]) Außer Westrumb, Dujardin, Diesing vgl.: R. Leuckart, Parasiten des Menschen, Bd. II. 1876. R. Greeff, Untersuchungen über Echinorhynchus miliaris. Arch. f. Naturg. 1864. O. Hamann, Die Nemathelminthen. I. Monographie

ren im Rüssel und Halse sich verzweigenden Abschnitte hängen auch die Lakunen der Lemnisci zusammen, welche in eine Ringlakune der Haut münden. Der hintere Abschnitt umfaßt die Lakunen des gesamten Hinterleibes; an ihm lassen sich zwei größere Längsstämme unterscheiden, von welchen die sich verästelnden kleineren Kanäle ausgehen. Die Haut der Acanthocephalen mit ihrem Kanalsystem dient als Organ der Nahrungsaufnahme und die Lemnisci haben die Bedeutung, die Nahrungsstoffe aus der Leibeshöhle aufzusaugen und den Kanälen der Rüsselregion zuzuführen (Kaiser). Ein Darmkanal fehlt. Das Nervensystem besteht aus einem gegen das Hinterende der Rüsselscheide gelegenen Ganglion, welches Nerven nach

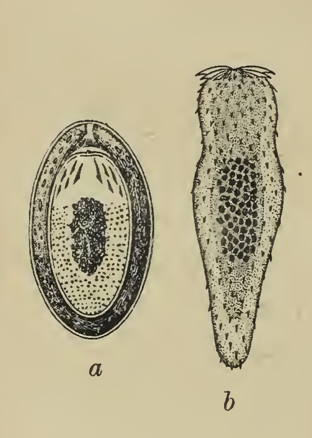


Fig. 404.
a Von den Eihüllen umschlossener Embryo von *Echinorhynchus (Gigantorhynchus) hirudinaceus.* $^{300}/_1$ (nach R. Leuckart); *b* Larve (nach Kaiser).

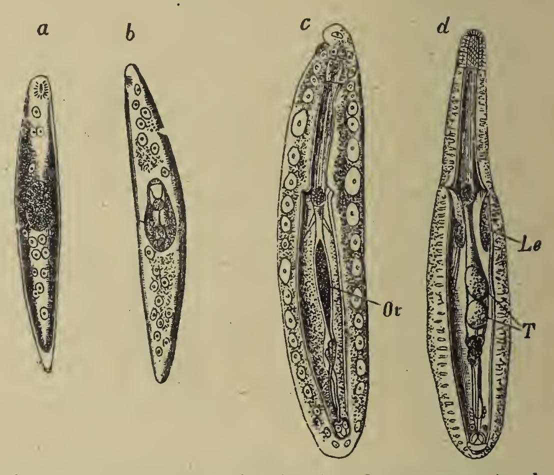


Fig. 405. Larven von *Echinorhynchus proteus* (nach R. Leuckart).
a Freigewordene Larve. — *b* Älteres Stadium. — *c* Junger weiblicher Wurm. *Ov* Ovarium. — *d* Junger männlicher Wurm. *T* Hoden, *Le* Lemnisci.

vorn in den Rüssel und zwei große hintere Seitennerven durch die Retinacula nach den Wandungen des Körpers entsendet (Fig. 402). Die sich von hier aus verteilenden, lateral verlaufenden Nervenfasern versorgen teils die Muskulatur des Körpers, teils den Geschlechtsapparat, für welchen sich beim männlichen Tiere in zwei Ganglien besondere Zentren finden. Von Sinnesorganen sind bloß wenige Tastpapillen am Rüssel sowie an der Bursa des Männchens bekannt. Exkretionsorgane sind nur bei *Echinorhynchus hirudinaceus (gigas)* gefunden als ein Paar schüsselförmiger, in die Leibeshöhle ragender Körper, welche der Uterusglocke, bezw. dem Ductus ejacula-

der Acanthocephalen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXV. 1891. Die Nemathelminthen. Jena 1895. J. E. Kaiser, Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Bibl. Zoolog. VII. 1893 und 12. Jahresber. IV. städt. Realschule Leipzig 1913. M. Lühe, Geschichte und Ergebnisse der Echinorhynchen-Forschung etc. Zool. Annal. I. 1905. Vgl. ferner die Schriften von A. Schneider, Andres, Säfftigen, Knüpffer, Schepotieff u. a.

torius ansitzen. Jedes Organ baut sich aus drei Zellen auf und besteht aus einem verästelten Kanälchen, das in zahlreichen zylindrischen Kölbchen endet, deren geschlossenes Ende eine in das Lumen ragende Wimperflamme trägt. Die Ausmündung geschieht in die Genitalgänge.

Die Leibeshöhle umschließt die mächtig entwickelten Geschlechtsorgane, welche größtenteils in einem vom Grunde der Rüsselscheide durch die ganze Leibeshöhle ausgespannten Ligamente eingelagert sind. Die Geschlechter sind getrennt. Die Männchen besitzen zwei Hoden, ebensoviel Vasa deferentia, einen gemeinsamen, mit sechs Anhangsdrüsen versehenen Ductus ejaculatorius und einen kegelförmigen Penis im Grunde einer glockenförmigen, am hinteren Leibesende hervorstülpbaren Bursa (Fig. 402). Die Geschlechtsorgane der größeren Weibchen bestehen aus zwei Ovarien, welche sich nur im Jugendstadium innerhalb des Ligamentes finden; dieselben zerfallen später in einzelne Eierballen, welche durch das Ligament in die Leibeshöhle gelangen, wo man sie und die sich aus ihnen lösenden Eier flottierend antrifft. Der Ausführungsapparat (Fig. 403) besteht aus einer mit freier Mündung in der Leibeshöhle beginnenden Uterusglocke und einer kurzen Scheide, welche am hinteren Körperende ausmündet. Bei *Echinorhynchus hirudinaceus (gigas)* mündet die Uterusglocke in gegen die Leibeshöhle abgeschlossene Ligamenträume. Die Befruchtung des Eies und die Embryonalentwicklung bis zum Larvenstadium findet bereits in der Leibeshöhle des mütterlichen Tieres statt. Durch die Schluckbewegung der Uterusglocke werden die in der Leibeshöhle flottierenden unreifen und die langgestreckten, bereits Embryonen beherbergenden Eier in erstere aufgenommen. In der Uterusglocke findet eine Scheidung der unreifen und reifen Eier statt; erstere gelangen durch eine besondere Öffnung (untere Glockenöffnung) in die Leibeshöhle zurück, letztere werden durch paarige hintere Gänge (Glockenschlundgänge) in den Uterus überführt. Die von mehreren Hüllen umschlossenen Embryonen (Fig. 404 *a*) gelangen nach außen und bedürfen zu ihrer Weiterentwicklung der Übertragung in einen Zwischenwirt. Als solcher erweisen sich kleine Krebse und Insekten, in deren Darm die Embryonen frei werden. Die ausschlüpfenden Larven (Fig. 404 *b* u. 405) sind schlank und besitzen am Vorderende einen Kranz von Haken oder Stacheln. Sie durchbohren die Darmwandung und bilden sich in der Leibeshöhle des Zwischenwirtes nach Verlust der Embryonalhaken zu kleinen Echinorhynchen aus. Erst nach Einführung in den Darm des Endwirtes erfolgt die Ausbildung der Geschlechtsreife und definitiven Größe.

Die Acanthocephalen leben im Darm von Wirbeltieren und sind mittels des Rüssels an der Darmwand befestigt.

Fam. *Echinorhynchidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Echinorhynchus (Gigantorhynchus) hirudinaceus* Pall. (*gigas* Goeze), Riesenkratzer, 10—65 *cm* lang, im Schwein. Larve im Engerling des Maikäfers. *E. polymorphus* Brems., im Darm der Ente und anderer Vögel. Jugendform in Gammarus, auch im Flußkrebs. *E. proteus* Westrumb, in Süßwasserfischen, Jugendform in Gammarus und in der Leibeshöhle und

Leber von Phoxinus. *E. lucii* Müll. (*angustatus* Rud.), in Süßwasserfischen (Fig. 402), Jugendform in der Wasserassel. *E. haeruca* Rud., in Fröschen, Jugendform in der Wasserassel. *E. moniliformis* Brems., im Darm von Myoxus quercinus sowie der Feldmaus und des Hamsters, Jugendstadium in Blaps mucronata. Diese Art gelangt nach einem Infektionsversuche auch im Darm des Menschen zur Entwicklung (Grassi und Calandruccio). Von Lambl ist ein nicht geschlechtsreifer *Echinorhynchus* spec.? im Dünndarm eines an Leukämie verstorbenen Kindes gefunden worden.

III. Klasse. **Entoprocta.**[1])

Kelchförmige, mittels Stieles festsitzende solitäre oder stockbildende Scoleciden mit den Mund und After umkreisendem Tentakelkranz.

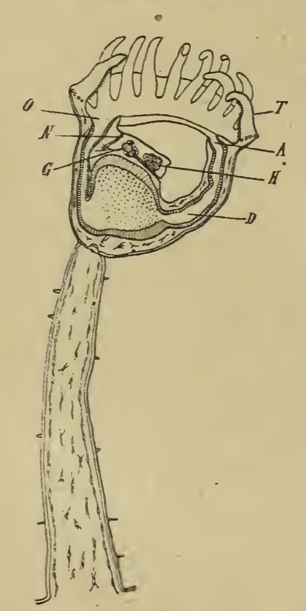


Fig. 406. Einzeltier von *Pedicellina echinata* im Medianschnitt (Original). $^{28}/_1$

T Tentakel, *O* Mund, *D* Darm, *A* After, *N* Nephridium, *G* Ganglion, dahinter das Ovarium, *H* Hoden.

Die Entoprokten werden im System in der Regel als Abteilung der Bryozoa, deren zweite Untergruppe die Ectoprocta bilden, aufgeführt. Trotz vielfacher Ähnlichkeiten in der Organisation und besonders in den Larvenorganen besteht doch zwischen Entoprokten und den Ectoprokten, die nun ausschließlich die Bryozoa repräsentieren, keine nähere verwandtschaftliche Beziehung, worauf schon von Hatschek, Korschelt und K. Heider hingewiesen wurde. Die Embryonalentwicklung lehrt, daß die zwischen Mund und After innerhalb des Tentakelkranzes gelegene Körperregion, in welche das Ganglion fällt, bei den *Entoprokten* der Bauchseite, das Ganglion somit einem Bauchganglion entspricht, ihr Tentakelkranz ein präoraler ist; dagegen bei den Bryozoen (Ectoprokten), deren Tentakelkranz ein postoraler ist und bloß den Mund umsäumt, der verkürzten Dorsalseite, ihr Ganglion sonach dem Cerebralganglion entspricht. Die Ähnlichkeiten in der Ausbildung der Larvenorgane bei Entoprokten und Bryozoen (Ectoprokten) erweisen sich als Analogien; so ist vor allem das mit dem sog. birnförmigen Organe der Bryozoen-(Ectoprokten-)Larve verglichene sog. Dorsalorgan der Entoproktenlarve nicht homolog; ersteres liegt hinter, letzteres vor dem Wimperkranze.

---

[1]) Außer Kowalevsky, Salensky, Foettinger, Prouho, Stiasny u. a. vgl.: H. Nitsche, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XX. 1870. B. Hatschek, Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Ebendas. XXIX. 1877. S. F. Harmer, On the Structure and Development of Loxosoma. Quart. Journ. micr. sc. XXV. 1885. On the Life-history of Pedicellina. Ebenda. XXVII. 1887. J. Barrois, Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. scienc. natur. Paris 1886. O. Seeliger, Die ungeschlecht-

Bei den Scoleciden wurden die Entoprokten zuerst von H a t s c h e k eingeordnet.

Am Körper der Entoprokten (Fig. 406) ist ein durch Längsmuskel beweglicher Stiel und ein Kelch zu unterscheiden. Letzterer enthält die Eingeweide und wird an seinem oberen Rande von einem Kranze an der Innenseite bewimperter Tentakel umstellt, die in das Atrium des Kelches eingeschlagen werden können. Das Körperepithel sondert eine Cuticula ab, die am Stiele und bei den stockbildenden Formen an den die Einzeltiere verbindenden Stolonen am stärksten ist und auch Stacheln tragen kann. Die (primäre) Leibeshöhle ist von einem reichlichen Mesenchym erfüllt. Am Grunde des Atriums liegen Mund und After, die in einen hufeisenförmigen Darm führen. Zwischen Mund und After, dem Oesophagus anliegend, findet sich ein Ganglion. Vor letzterem liegt ein Paar am inneren Ende geschlossener Nephridien. Analwärts folgen die kleinen sackförmigen Genitaldrüsen, deren Ausführungsgang in das Atrium mündet. Die Entoprokten sind getrenntgeschlechtlich oder hermaphroditisch. Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung besteht auch die ungeschlechtliche durch Knospung (Fig. 222), die mit Ausnahme von *Loxosoma,* bei dem sich die Knospen loslösen, zur Stockbildung führt. Die Embryonalentwicklung wird im Atrium durchlaufen und ist eine Metamorphose. Die Larve von *Pedicellina* (Fig. 407) besitzt einen Wimperkranz, am apicalen Pole eine von Sinneshaaren umstellte Scheitelplatte sowie ventral vor dem Wimperkranze ein vorstreckbares Sinnesorgan (sog. Dorsalorgan). Die Festsetzung der freischwimmenden Larve erfolgt mit der Oralseite. Der Darm der Larve mit der vom Wimperkranze umsäumten Vestibularanlage erfährt eine Drehung nach dem freien Pol. Dorsalorgan und Scheitelorgan werden rückgebildet.

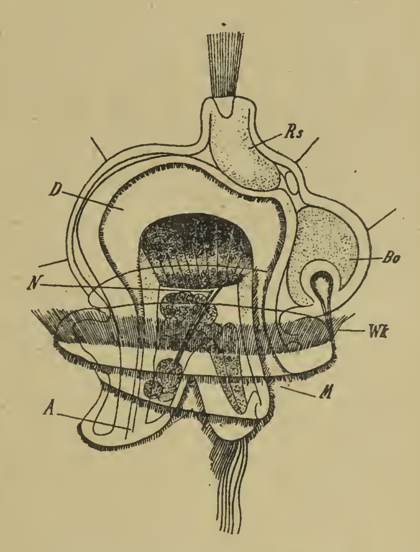


Fig. 407. Larve von *Pedicellina.* ca. 130/1
M Mund, *D* Darm, *A* After, *N* Nephridium, *Rs* Scheitelorgan, *Bo* sog. Dorsalorgan, *Wk* Wimperkranz (nach H a t s c h e k).

Die meisten Entoprokten sind Meeresbewohner, nur *Urnatella* lebt im Süßwasser.

---

liche Vermehrung der entoprocten Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIX. 1889. Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen. Ebenda. LXXXIV. 1906. E. E h l e r s, Zur Kenntnis der Pedicellineen. Abhandl. Ges. Wiss. Göttingen. XXXVI. 1890. C. B. D a v e n p o r t, On Urnatella gracilis. Bull. Mus. Comp. zool. Harvard Coll. XXIV. 1893. R. C z w i k l i t z e r, Die Anatomie der Larve von Pedicellina echinata. Arb. Zool. Inst. Wien. XVII. 1908.

Fam. *Pedicellinidae.* Mit den Charakteren der Gruppe. *Loxosoma singulare* Kef., St. Vaast. *L. neapolitanum* Kow., Neapel. Beide solitär. *Pedicellina echinata* Sars., Nordsee, Mittelmeer (Fig. 406). *Urnatella gracilis* Leidy, im Süßwasser Nordamerikas.

IV. Klasse. **Nemertini, Schnurwürmer.**[1])

Langgestreckte Scoleciden mit bewimperter Haut und dickem Hautmuskelschlauch, mit mittels Afteröffnung ausmündendem Darm; mit am Vorderende des Körpers vorstülpbarem Rüssel, mit Blutgefäßsystem, mit zwei Sinnesgruben am Kopfteile. Die Genitalorgane einfach sackförmig, wiederholen sich in vielfacher Zahl. In der Regel getrenntgeschlechtlich.

Die *Nemertinen* stehen in vielen Punkten den übrigen Scoleciden gegenüber. Eine Reihe von Forschern betrachtet sie als Anneliden, eine Ansicht, für welche sich manche Tatsachen (wie das Blutgefäßsystem und Wiederholung der Genitaldrüse) anführen lassen. Indessen sprechen die Art der Ausbildung des Blutgefäßsystems und auch die bei der Entwicklung auftretenden Larvenzustände u. a. dafür, daß eine nähere Verwandtschaft zu den Anneliden nicht besteht, somit die sich bei den Nemertinen in der Wiederholung der Genitaldrüse ausprägende Metamerie selbständig entstanden und nicht auf die Metamerie der Anneliden beziehbar ist.

Der Körper (Fig. 408) ist schnurförmig, dorsoventral etwas abgeplattet, sein Vorderende häufig als Kopf abgesetzt. Die Länge schwankt von wenigen Millimetern bis zu einigen Metern, während die Breite stets eine geringe bleibt. Die dicke Körperwand besteht aus einem bewimperten drüsenreichen Hautepithel, welches auch Pigmente enthält, sowie einer

---

[1]) A. de Quatrefages, Études sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Ann. scienc. nat. 1846. E. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. St. Pétersbourg 1869. W. C. McIntosh, A monograph of the British Annelids. P. I. Nemerteans. London 1873 bis 1874. J. Barrois, Mémoire sur l'embryologie des Némertes. Ann. scienc. nat. 1877. J. Kennel, Beiträge zur Kenntnis der Nemertinen. Arb. zool. Inst. Würzburg. IV. 1878. A. A. W. Hubrecht, The Genera of European Nemerteans etc. Notes from the Leyden Mus. vol. I. 1879. W. Salensky, Recherches sur le développement du Monopora etc. Arch. Biolog. V. 1884. Morphogenetische Studien an Würmern. II. Mém. Acad. St. Pétersbourg XXX. 1912. R. Dewoletzky, Das Seitenorgan der Nemertinen. Arb. zool. Inst. Wien. VII. 1888. O. Bürger, Die Nemertinen des Golfes von Neapel. 1895. Nemertini. Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierr. IV. Suppl. 1897—1907. Nemertini. Tierreich. 20. Lfg. 1904. L. Böhmig, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIV. 1898. C. B. Wilson, The Habits and Early Development of Cerebratulus lacteus. Quart. Journ. microsc. sc. XLIII. 1900. D. Bergendal, Studien über Nemertinen. I.—III. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund 1901—1903. W. R. Coe, Nemerteans of the West and Northwest Coasts of America. Bull. Mus. Harvard Coll. XLVII. 1905. G. Wijnhoff, Die Gattung Cephalothrix und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen. Zool. Jahrb. XXX, XXXIV. 1910, 1913. J. Nusbaum u. M. Oxner, Die Embryonalentwicklung des Lineus ruber. Zeitschr. f. wiss. Zool. CVII. 1913. Vgl. ferner die Schriften von Max Schultze, Desor, Oudemans, Arnold, Punnett u. a.

bindegewebigen Unterhaut und einem Hautmuskelschlauche, der sich aus einer äußeren Ringmuskel- und inneren Längsmuskelschichte zusammensetzt. Dazu kommt bei den *Heteronemertinen* noch eine außerhalb der Ringmuskulatur entwickelte Längsmuskelschichte. Endlich sind auch dorsoventral verlaufende Muskeln vorhanden, welche zwischen den Darmdivertikeln in dem Parenchym verlaufen, in das alle Organe der Nemertinen eingebettet liegen. Der Mund liegt ventral nahe dem Vorderende (seltener mündet er mit der terminalen Rüsselöffnung gemeinsam aus) und führt in den Oesophagus, auf welchen ein langer Mitteldarm folgt, welcher regelmäßig sich wiederholende Seitentaschen aufweist; zuweilen *(Metanemertini)* ist vor der Einmündungsstelle des Vorderdarmes ein ventraler Blinddarm vorhanden. Der Darm mündet bei den Nemertinen durch einen After am Hinterende aus. Am vorderen Körperende liegt die Öffnung des für die Nemertinen charakteristischen vorstülpbaren schlauchförmigen Rüssels, welcher in einer geschlossenen, dorsal vom Darm gelegenen Rüsselscheide (Rhynchocoel) mittels eines Retractors befestigt liegt. Der Rüssel ist entweder kurz und mit Rhabditenzellen, selbst Nesselkapseln ausgestattet, oder (fast alle *Metanemertinen*) lang und in zwei Abschnitte gegliedert, von denen der vordere ausstülpbare ein größeres Stilet und zu dessen Seiten in Nebentaschen mehrere Reservestilete besitzt, der hintere drüsig und als Giftapparat aufzufassen ist. Beim Hervorstülpen des Rüssels rückt das Stilet an die äußerste Spitze und es wird aus der Giftdrüse Sekret entleert. Das Rhynchocoel ist von einer farblosen Flüssigkeit erfüllt, in welcher große amoeboid bewegliche Zellen (Rhynchocoelkörperchen) flottieren. Bei vielen Nemertinen mündet oberhalb der Rüsselöffnung eine größere Drüse, die Kopfdrüse.

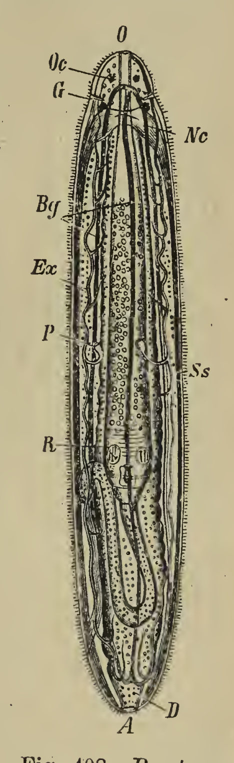


Fig. 408. *Prostoma (Tetrastemma) obscurum* (nach M. Schultze). ca. 14/1 Junges Tier. *O* Rüsselmündung, *D* Darm, *A* After, *Bg* Blutgefäße, *R* Rüssel mit Stilet, *Ex* Nephridium, *P* Ausmündung desselben, *G* Seitenorgan, *Nc* Cerebralganglion, *Ss* seitliche Nervenstämme, *Oc* Augen.

Die Nemertinen besitzen ein Blutgefäßsystem, welches entweder aus zwei lateralen Längsstämmen besteht, die sich vorn und hinten vereinigen *(Palaeonemertinen)*, oder es tritt noch ein medianes, dorsal über dem Darm verlaufendes Rückengefäß hinzu. Im letzteren Falle sind zwischen Rückengefäß und den Seitengefäßen zahlreiche Schlingen vorhanden *(Meta-* und *Heteronemertinen)*. Außerdem gehen nach vorn Gefäße zum Vorderdarm und Rhynchocoel ab. Die Gefäße besitzen kontraktile Wandungen. Der Blutstrom ist im Rückengefäße von hinten nach vorn, in den Seitengefäßen umgekehrt gerichtet. Das Blut ist meist farblos, bei einigen Arten jedoch rötlich gefärbt. Bei wenigen *Amphiporiden* und

Euborlasia ist die rote Farbe (Hämoglobin) an die ovalen scheibenförmigen Blutkörperchen gebunden.

Die Exkretionsorgane sind zwei kurze, zu den Seiten des Vorderdarmes gelegene verzweigte Nephridien, welche seitlich durch einen, seltener mehrere Poren nach außen münden. Die inneren Enden der feinen Nephridienzweige werden von geschlossenen Wimperkölbchen gebildet, welche in die Wand der Blutgefäße eindringen. Bei den *Cephalothriciden* sind die Nephridien in Einzelkanäle mit getrennter Ausmündung aufgelöst.

Das Cerebralganglion erlangt eine bedeutende Entwicklung, seine beiden Hälften lassen eine dorsale und ventrale Ganglienmasse unterscheiden und sind durch eine Querkommissur über dem Schlunde, zu der noch eine dorsale, den Rüssel umgreifende Kommissur hinzukommt, verbunden. Die zwei ventralen Ganglien setzen sich in die seitlichen Nervenstämme fort, welche sich in der Nähe des Afters vereinigen. Seltener *(Drepanophorus)* verlaufen die Seitenstämme an der Bauchseite einander genähert. Die Nervenstämme enthalten eine zentrale Fasersubstanz und einen Belag von Ganglienzellen. Gehirn und Seitenstämme liegen entweder außerhalb *(Tubulanidae)*, oder inmitten *(Cephalothricidae* und *Heteronemertini)* oder innerhalb des Hautmuskelschlauches *(Metanemertini)*. Vom Gehirn entspringen die Nerven für die am vorderen Körperende gelegenen Sinnesorgane sowie die Schlund- und Rüsselnerven, ferner ein unpaarer, durch den ganzen Rumpf sich erstreckender Rückennerv. Die Seitenstämme, welche die Nerven des Rumpfes abgeben, stehen mit dem Rückennerv und unter einander durch regelmäßig angeordnete Kommissuren oder einen tiefen Nervenplexus in Verbindung.

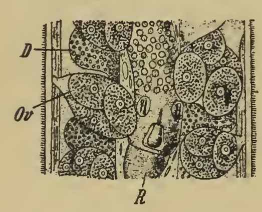


Fig. 409. Rumpfabschnitt eines geschlechtsreifen *Prostoma (Tetrastemma)* (nach M. Schultze).

D Darmtaschen, *Ov* Ovarium, *R* Rüssel.

Von Sinnesorganen kommen Augen sehr verbreitet vor und treten meist in großer Zahl auf. Nur selten *(Ototyphlonemertes)* treten zwei Statolithenblasen am Gehirn auf. Am Kopfteil finden sich zwei als Kopfspalten bezeichnete Längsschlitze oder querverlaufende Kopffurchen, welche in für fast alle Nemertinen typische, von Nerven des Gehirns versorgte Sinnesorgane, die sog. Cerebralorgane (auch Seitenorgane genannt) einführen. Letztere sind grubenförmige oder kanalartige Einsenkungen der Haut, reich mit Nerven- und Drüsenzellen ausgestattet, und haben die Bedeutung von Spürorganen. Die Cerebralorgane werden bei den *Cephalothriciden* sowie bei *Malacobdella* und *Pelagonemertes* vermißt. Endlich sind am Kopfe gelegene Sinneshügel bekannt.

Die Nemertinen sind, von wenigen Ausnahmen *(Prosadenoporus*, einige *Prostoma [Tetrastemma]* und *Geonemertes)* abgesehen, getrennten Geschlechtes. Beiderlei Geschlechtsorgane besitzen den gleichen Bau und erweisen sich als mit Eiern oder Samenfäden gefüllte Säcke, die, in viel-

facher Zahl sich wiederholend, in den Seitenteilen des Körpers zwischen den Taschen des Darmes liegen und durch paarige dorsale Öffnungen nach außen münden (Fig. 409). Die ausgetretenen Eier bleiben häufig durch eine schleimige Gallerte verbunden und werden dann in Klumpen oder Schnüren abgesetzt. Einige Formen, wie *Prosorhochmus-* und *Lineus*arten, *Prostoma lacustre, Geonemertes agricola* sind lebendig gebärend.

Die Entwicklung ist eine direkte *(Metanemertini)* oder eine Metamorphose, bald mit pelagisch lebenden helmförmigen Larvenzuständen (sog. *Pilidium),* bald durch die innerhalb der Eimembran sich ausbildende Desorsche Larve (Fig. 412) charakterisiert. Aus der inäqualen Furchung geht eine Blastula hervor, an welcher das Entoderm durch Invagination entsteht (Fig. 410 *a).* Das Mesoderm wird durch zwei Urmesodermzellen angelegt, außerdem sollen weitere vom Entoderm auswandernde Zellen Mesoderm liefern. Bereits in diesem Stadium schlüpft die mit Wimpern bedeckte und am apikalen Pole mit einer starken Geißel ausgestattete Pilidiumlarve aus, welche durch die Entwicklung zweier Lappen zu den Seiten des Mundes die Gestalt eines Fechterhutes annimmt (Fig. 410 *b*).

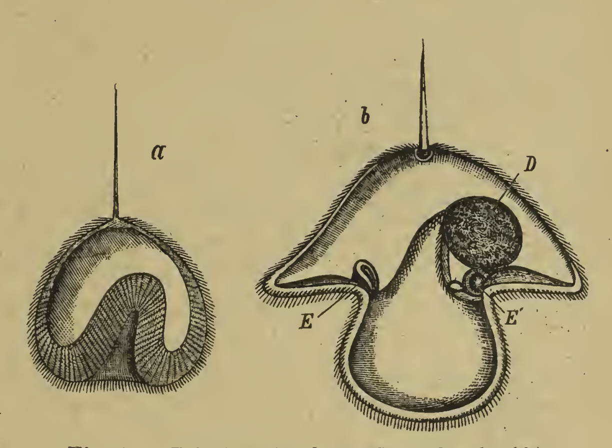


Fig. 410. *Pilidium* (nach E. Metschnikoff).
a Freischwimmende Jugendform mit Darmanlage, *b* ausgebildetes Pilidium. *D* Darm, *E E'* vordere und hintere Embryonalscheiben. 85/1

Das Mundfeld mit den Seitenlappen wird jetzt von einer präoralen Wimperschnur umsäumt, unter welcher ein Nervenring und Muskeln verlaufen. Die apical gelegene Zellverdickung (Scheitelplatte) mit der Geißel faßt man als Sinnesapparat auf. Der Mund führt in den vom Ectoderm entstandenen Oesophagus und dieser in den blindgeschlossenen Mitteldarm. Zwischen Haut und Darm findet sich eine von Zellen durchsetzte Gallerte. Ein paariger Muskelstrang zieht von der Scheitelplatte gegen die Mundregion. Die Desorsche Larve ist gedrungen wurmförmig und an der ganzen Oberfläche gleichmäßig bewimpert. Die Anlage des Nemertinenkörpers erfolgt durch drei Paare (ein vorderes, seitliches und hinteres) von Ectodermeinstülpungen (Embryonalscheiben) am Mundfelde und eine unpaare sog. Rückenscheibe an der Dorsalseite, an welchen auch Mesodermzellen zu beobachten sind. Die vorderen und hinteren Einstülpungen sowie die Rückenscheibe schnüren sich ab, ihre äußere Schichte wird zu einem Amnion, die innere, als Embryonalscheibe zu unterscheidende liefert die Körperwand der Nemertine; sie umwachsen, indem sie sich allseitig ver-

einigen, den Darm der Larve (Fig. 411, 412); die seitlichen Einstülpungen sind die Anlagen der Cerebralorgane. Dazu kommt noch eine besondere unpaare Anlage des Rüssels. Die junge Nemertine wird, die Wand des Amnions und der Larvenhaut (Serosa) durchbrechend, frei.

Fig. 411. Ein *Pilidium* mit Wimperschopf und weiter entwickeltem Wurmkörper (nach Bütschli).

Oe Oesophagus, *D* Darm, *Am* Amnionhülle, *R* Rüsselanlage der Nemertine, *So* Cerebralorgan (Seitenorgan).

Die Nemertinen leben vorzugsweise im Meere unter Steinen im Schlamm, die kleineren Arten schwimmen frei umher. Doch gibt es auch im Süßwasser und am Lande lebende sowie einige parasitische Formen, unter denen *Malacobdella* mit einem hinteren Saugnapfe ausgestattet ist. Einzelne Arten bauen Röhren und Gänge, die mit einem schleimigen Absonderungsprodukt ausgekleidet werden. Die Nahrung besteht bei den größeren Arten vornehmlich aus Röhrenwürmern, die sie aus den Gehäusen mittels des Rüssels hervorziehen. Die Schnurwürmer zeichnen sich durch eine große Regenerationsfähigkeit aus. Teilstücke, in welche einzelne Arten leicht zerbrechen, sollen sich unter günstigen Umständen zu ganzen Tieren entwickeln können.

In der systematischen Gruppierung ist hier im allgemeinen Bürger gefolgt; späteren Forschern (Bergendal, Coe) gemäß sind jedoch die *Protonemertini* und *Mesonemertini* Bürgers nach dem älteren Vorgange Hubrechts in einer Gruppe *Palaeonemertini* vereinigt.

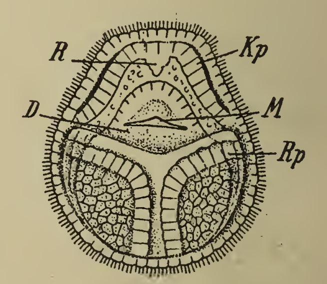


Fig. 412. Desorsche Larve von *Lineus ruber* (*obscurus*) (nach J. Barrois). 65/1

Vorderansicht. *D* Darm, *M* Mund, *Kp* vordere, *Rp* hintere Embryonalscheibe, *R* Rüsselanlage.

1. Tribus. *Palaeonemertini.* Hautmuskelschlauch zweischichtig. Rüssel ohne Stilete. Mund hinter dem Gehirn. Darm meist ohne Taschen. Rückengefäß fehlt.

Fam. *Tubulanidae.* Nervenstämme im Epithel oder in der Cutis. Die Cerebralorgane sind Grübchen. *Carinina grata* Hubr., bei Bermudas, in großer Tiefe. *Tubulanus (Carinella) annulatus* Mont., *T. polymorphus* Ren., Atlant. Oz. und Mittelmeer.

Fam. *Cephalothricidae.* Nervenstämme inmitten des Hautmuskelschlauches. Cerebralorgane fehlen. *Cephalothrix linearis* J. Rathke, *C. rufifrons* Johnst., Atlant. Oz., Mittelmeer.

2. Tribus. *Metanemertini (Hoplonemertini, Enopla).* Nervenstämme innerhalb des Hautmuskelschlauches. Letzterer zweischichtig. Rüssel mit Stileten. Blinddarm vorhanden. Mund vor dem Gehirn.

Fam. *Emplectonematidae.* Sehr lange platte Formen. Meist mit vielen Augen. *Emplectonema (Eunemertes) gracile* Johnst., Nordsee, Mittelmeer. *Carcinonemertes carcinophila* Köll. Parasit an Krabben. Mittelmeer, Atlant. Oz.

Fam. *Ototyphlonemertidae.* Augen fehlen, dagegen sind Statolithenblasen vorhanden. *Ototyphlonemertes duplex* Bürg., Neapel.

Fam. *Prosorhochmidae.* Mit 4 Augen. Cerebralorgane sehr klein. Meist Zwitter. *Prosorhochmus claparèdi* Kef., Nordsee, Mittelmeer. *Prosadenoporus arenarius* Bürg., Ostind. Archipel. *Geonemertes* Semp., Landbewohner, Rüssel- und Mundöffnung fallen zusammen. *G. palaensis* Semp., Palaos-Ins. *G. agricola* Will.-Suhm, Bermudas.

Fam. *Amphiporidae.* Ziemlich dicke Formen. Darmtaschen verzweigt. *Amphiporus lactifloreus* Johnst., *A. pulcher* Johnst., Atlant. Oz. und Mittelmeer. Hier schließt sich an *Drepanophorus spectabilis* Qtrf., Nordsee, Mittelmeer. *D. crassus* Qrtf. Weit verbreitet.

Fam. *Prostomatidae.* Körper kurz und schlank. Fast immer vier Augen vorhanden (Fig. 408). Cerebralorgane vor dem Gehirn. Einige hermaphroditisch. *Prostoma (Tetrastemma) candidum* Müll., *P. flavidum* Ehrbg., Atlant. Oz. und Mittelmeer. *P. lacustre* Pless. Genfer See. Lebendiggebärend. *Stichostemma graecense* Böhmig, Süßwasserform, Europa. *Oerstedia dorsalis* Abildg., Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Pelagonemertidae.* Pelagische Tiefseeformen von blattförmigem Körper. *Pelagonemertes rollestoni* Mos., südöstl. von Australien gefunden.

Fam. *Malacobdellidae.* Körper kurz, gedrungen; am hinteren Körperende ein Saugnapf. Darm geschlängelt. Mund- und Rüsselöffnung fallen zusammen. Rüssel ohne Waffenapparat. Parasiten. *Malacobdella grossa* Müll., in der Mantelhöhle von Mya, Cyprina und anderen Muscheln der Ostsee, Nordsee, im Mittelmeer.

3. Tribus *Heteronemertini.* Nervenstämme im Hautmuskelschlauch, letzterer dreischichtig. Rüssel ohne Stilete. Mund hinter dem Gehirn.

Fam. *Baseodiscidae.* Kopf scharf abgesetzt, ohne tiefe Kopfspalten. *Baseodiscus (Eupolia) delineatus* Chiaje. Weit verbreitet.

Fam. *Lineidae.* Mit tiefen Kopfspalten. *Lineus geniculatus* Chiaje, Mittelmeer, Schwarzes Meer. *L. lacteus* Rathke, Nordsee, Mittelmeer. *L. ruber* Müll., Nordmeere, Mittelmeer. *L. longissimus* Gunn. (Sea-long-worm des Borlase) wird bis 10 *m* und darüber lang. Nordsee. *Euborlasia elizabethae* M'Int., Küste von England, Mittelmeer. *Micrura fasciolata* Ehrbg. Klein, am Hinterende ein Schwänzchen. Nordsee, Mittelmeer. *Cerebratulus marginatus* Ren., von breitem, kräftigem Körper, am Hinterende ein Schwänzchen. Nordatlant. und Mittelmeer.

2. Kladus. **Annelida, Gliederwürmer.**

Meist homonom metamerische Protostomier mit paarigen großen, hochdifferenzierten Coelomsäcken, in deren epithelialer Wand die Genitalprodukte lagern, mit Bauchnervenstrang und geschlossenem Blutgefäßsystem; segmentale Nephridien (Segmentalorgane) meist mit Wimpertrichter.

Der Körper der Anneliden ist zylindrisch oder etwas abgeplattet. An ihm unterscheidet man (Fig. 413) einen primären Kopfabschnitt (Kopfsegment), dessen vor dem Munde gelegener Teil als *Prostomium* oder *Kopflappen*, der hintere mit dem Munde als *Metastomium* bezeichnet worden ist. Es folgen auf den Kopfabschnitt eine größere Anzahl von Rumpfmetameren, die untereinander gleich ausgebildet sind, sowie das letzte Metamer mit dem After, das Endsegment, welches in der Regel einen etwas embryonalen Charakter bewahrt. Das Metastomium ist mit dem ersten (zuweilen auch zweiten) Rumpfmetamer zu dem sog. *Mundsegment (Peristomium)* ver-

schmolzen. Die ursprüngliche homonome Metamerie weicht in vielen Fällen infolge ungleichartiger Ausbildung der Metameren einer heteronomen. Die Metamerie des Körpers ist in der Regel auch äußerlich ausgeprägt, in einigen Fällen *(Hirudinea)* durch eine Ringelung der Haut verwischt; auch kann die Metamerie beim ausgebildeten Tiere mehr oder weniger geschwunden sein *(Echiuroidea)*. Bei den *Protochaeta* und *Polychaeta* finden sich an den Rumpfmetameren seitliche, mit Borsten ausgestattete Fußstummel (Parapodien), die bei den *Oligochaeta* zu Borstengruppen der Haut reduziert erscheinen.

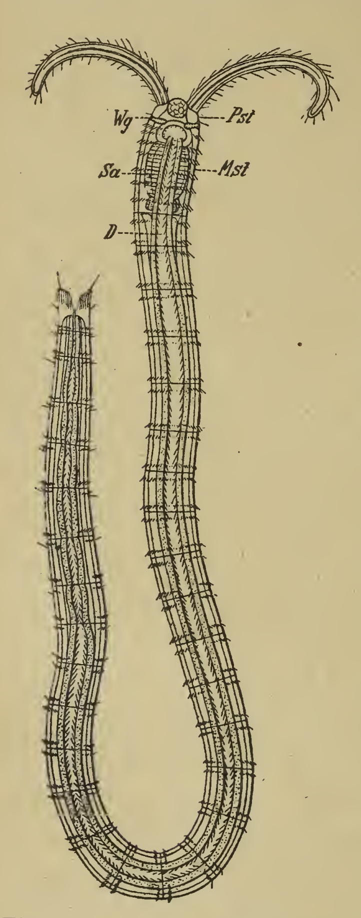


Fig. 413. *Protodrilus leuckarti* (nach Hatschek). 57/1
Pst Prostomium, *Mst* Peristomium, *Wg* Wimpergrube (Nuchalorgan), *Sa* Schlundanhang, *D* Darm.

Der Querschnitt durch ein Rumpfmetamer (Fig. 414 und 417) zeigt zwischen Haut- und Darmepithel jederseits einen Coelomsack, aus dessen lateralem (somatischem) Blatt ein dorsaler und ventraler Längsmuskel sowie die die Coelomhöhle auskleidende Somatopleura hervorgeht. Die vier dem Hautmuskelschlauch angehörigen Längsmuskelbänder sind in der dorsalen und ventralen Mittellinie sowie in den Seitenlinien durch die Insertion der beiden Mesenterien und des Transversalmuskels unterbrochen. Letzterer verläuft von der Seitenlinie schräg durch die Coelomhöhle zur Ventrallinie und kammert dadurch einen Teil der Coelomhöhle (die Seitenkammer) ab. Zum Hautmuskelschlauche gehört in der Regel noch eine äußere (mesenchymatische) Ringmuskelschichte. Der mediale, dem Darm anliegende Teil der Coelomwand wird als splanchnisches Blatt unterschieden und liefert die Muskulatur des Darmes und die Splanchnopleura. Somatopleura und Splanchnopleura der beiden Coelomsäcke eines Metamers stoßen dorsal und ventral vom Darm zu den Mesenterien zusammen. Jedes Metamer mit Ausnahme des Kopfabschnittes enthält ein Paar von Coelomsäcken und die aneinanderstoßenden Wände der sich folgenden Coelomsäcke bilden die Dissepimente, welche die Grenze des Metamers bezeichnen. Die Coelomsäcke stehen in der Regel mit der Außenwelt durch die schleifenförmig gewundenen Nephridien (Segmentalorgane) in Verbindung, deren Wimpertrichter in die Coelomhöhle des vorhergehenden Metamers mündet (Fig. 154). Die Nephridien dienen auch zur Ausleitung der an dem Coelomepithel gelagerten Genitalprodukte;

zuweilen sind besondere Genitalgänge vorhanden, die wahrscheinlich auf Nephridien zurückzuführen sind. Das Blutgefäßsystem der Anneliden ist ein geschlossenes System von Bahnen und weist verschiedene Stufen der Differenzierung auf. In der Regel ist ein dorsaler kontraktiler Hauptstamm, in welchem das Blut von hinten nach vorn strömt, sowie ein ventraler Hauptstamm mit umgekehrter Stromrichtung zu unterscheiden. Beide sind durch metamere, an der Rumpfwand verlaufende Gefäßschlingen sowie einen den Mitteldarm umgebenden Blutsinus oder ein Darmgefäßnetz verbunden (Fig. 144, 414).

Das Nervensystem besteht aus einem im Prostomium gelegenen, mit den Scheitelsinnesorganen verbundenen Cerebralganglion, von dem eine den Schlund umfassende Schlundkommissur ausgeht; letztere vereinigt sich vom ersten Rumpfmetamer an zu dem Bauchstrang, welcher der Metamerie entsprechend meist in eine Anzahl von Ganglien zu einer Bauchganglienkette gegliedert ist.

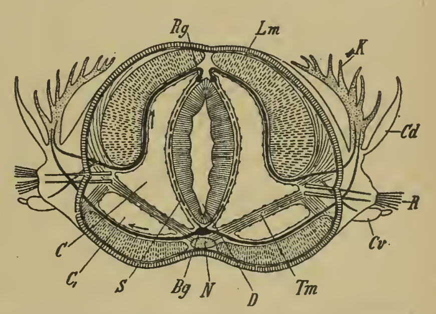


Fig. 414. Querschnitt durch ein Rumpfmetamer von *Eunice* (nach Ehlers u. Hatschek, etwas verändert).

Lm Längsmuskelband, *K* Kieme, *R* Borsten des Parapodiums, *Cd* dorsaler, *Cv* ventraler Cirrus, *D* Darm, *Rg* Rückengefäß (paarig), *Bg* Bauchgefäß, *S* Darmgefäße, *C* Hauptkammer, *C,* Seitenkammer des Coeloms, *Tm* Transversalmuskel, *N* Bauchnervensystem.

Die *Polychaeta, Echiuroidea* sind von Ausnahmen abgesehen getrenntgeschlechtlich, die *Oligochaeta, Hirudinea* hermaphroditisch.

Die Entwicklung erfolgt mit Metamorphose, bei den *Oligochaeten* und *Hirudineen* direkt.

Bei der Metamorphose tritt ein wichtiger Larvenzustand, die *Lovénsche Larve* oder *Trochophoralarve* auf, welche morphologisch den Typus der Rotatorien zeigt. Der Körper dieses Larvenstadiums (Fig. 415 und 207) ist ungegliedert und repräsentiert vornehmlich den Annelidenkopf, welcher sich in einen undifferenzierten Endabschnitt, die Anlage des Rumpfes, fortsetzt. Die Larve ist von doppelkegelförmiger Gestalt und charakterisiert durch einen zweizellreihigen, vor dem Munde verlaufenden präoralen (Trochus, Prototroch) und einen schwächeren einreihigen postoralen Wimperkranz (Cingulum, Metatroch); auch die zwischen beiden Wimperkränzen gelegene Zone ist bewimpert und setzt sich zuweilen in einen ventralen, vom Munde bis an das Hinterende verlaufenden Wimperstreifen fort. Häufig kommt ein Wimperkranz (Paratroch) am Hinterende hinzu. Der präorale Körperabschnitt (Prostomium) trägt am vorderen Pole eine ectodermale Verdickung mit Wimperschopf, die Scheitelplatte, als Anlage des Cerebralganglions und in Verbindung mit derselben die Hauptsinnesorgane (Fühler, Augenflecke, Wimpergruben). Von der Scheitelplatte gehen ventral und dorsal Nerven sowie jederseits lateral ein stärkerer, mit Ganglienzellen versehener Nervenstamm (Anlage

der Schlundkommissur) ab, der sich auch in die postorale Körperregion nach hinten fortsetzt. Unter den Wimperkränzen verlaufen Ringnerven. Der Mund liegt ventral, der After terminal. Am Darm ist der röhrenförmige Vorderdarm, ein entodermaler Mitteldarm und ein kurzer Enddarm zu unterscheiden. Im hinteren Körperabschnitte findet sich ventral vom Darm eine Gruppe undifferenzierter Mesodermzellen, der Mesodermstreifen, mit

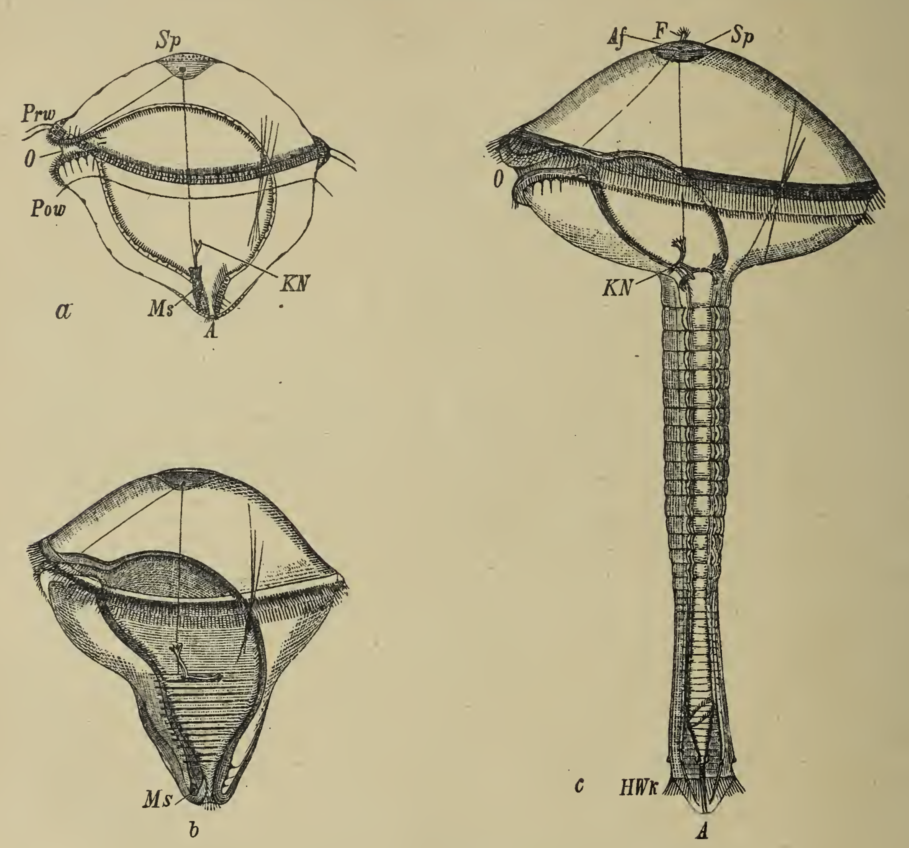


Fig. 415. Larvenstadien von *Polygordius* (nach Hatschek).

a Trochophorastadium. *Sp* Scheitelplatte mit Augenfleck, *Prw* präoraler Wimperkranz, *O* Mund, *Pow* postoraler Wimperkranz, *A* After, *Ms* Mesodermstreifen, *KN* Kopfniere (Pronephridium). $^{60}/_{1}$ — *b* Metatrochophora. An der Kopfniere hat sich noch ein zweiter Schenkel entwickelt. ca. $^{60}/_{1}$ — *c* Älteres Stadium. Der Rumpf wurmförmig gestreckt und in zahlreiche Metameren gegliedert. *HWk* hinterer Wimperkranz, *Af* Augenfleck, *F* Fühler. ca. $^{42}/_{1}$

einer Urzelle am Ende. Vor demselben liegt jederseits die Kopfniere (Pronephridium) vom Bau des Scolecidennephridiums. Einzelne ventrale und dorsale Längsmuskeln sowie Bindegewebszellen durchsetzen die geräumige primäre Leibeshöhle; ringförmig verlaufende Muskeln, darunter die unter den Wimperkränzen gelegenen Ringmuskeln liegen der Haut an. Endlich sind Muskeln am Darm vorhanden. Aus dem Endabschnitt des Körpers geht der metamere Rumpf auf die Weise hervor, daß ersterer mehr und mehr in die Länge wächst und die Metameren in der Reihenfolge von vorn

nach hinten zur Abgliederung bringt. Der ungegliederte Mesodermstreifen zerfällt dabei in eine Anzahl hintereinander gelegener Abschnitte (Fig. 208), die sich durch spätere Aushöhlung zu den Coelomsäcken entwickeln. Die älteren, noch die Trochophoracharaktere aufweisenden Larvenzustände mit Metamerenanlagen werden als *Metatrochophora* bezeichnet. Unter Rückbildung der Kopfniere und Abstoßung des Larvenwimperapparates wird die definitive Körpergestalt erlangt (Fig. 416).

I. Klasse. **Archiannelida.**[1])

Kleine homonom segmentierte Anneliden mit umfangreichem Mundsegment (Peristomium), ohne Borsten.

Die von Hatschek für die Gattungen *Polygordius* und *Protodrilus* aufgestellte Gruppe der Archiannelida umfaßt die einfachsten Annelidenformen, die von Hatschek als ursprünglich, von anderen (Goodrich, Pierantoni) als sekundär vereinfacht aufgefaßt werden. Der langgestreckte, fast zylindrische Körper (Fig. 413) zeigt die Metamerie äußerlich wenig ausgeprägt. Er weist einen Kopflappen, ein umfangreiches, wahrscheinlich zwei Rumpfsegmente enthaltendes Mundsegment (Peristomium), eine größere Anzahl homonomer Rumpfmetameren sowie das Endsegment auf, welches außer der Afteröffnung drüsige Haftlappen, bei *Polygordius appendiculatus* zwei Präanalcirren trägt. Bei *Protodrilus* ist die Haut noch stellenweise bewimpert, es sind eine ventrale Wimperrinne und zahlreiche metamer sich wiederholende Wimperkränze vorhanden. Die vier Längsmuskelbänder des Hautmuskelschlauches weisen eine einfache Lage bandförmiger Muskelfasern auf; eine Ringmuskelschichte fehlt oder ist nur schwach entwickelt (Fig. 417).



Fig. 416. Junger *Polygordius* (nach Hatschek). $^{40}/_{1}$
G Gehirn, *Wg* Wimpergrube, *F* Tentakel, *O* Mund, *D* Darm, *A* After.

Das Nervensystem besteht aus einem im Prostomium gelegenen Cerebralganglion, von welchem die Schlundkommissur ausgeht, die sich in einen durch den ganzen Körper sich erstreckenden ungegliederten Bauchstrang fortsetzt. Alle Teile des Nerven-

[1]) Außer A. Schneider, Uljanin, Repiachoff, van Beneden, Janowsky, Haswell vgl. B. Hatschek, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. zool. Inst. Wien I. 1878. Protodrilus Leuckartii. Ebendas. III. 1880. J. Fraipont, Le Genre Polygordius. Fauna u. Flora v. Neapel. 1887. E. Korschelt, Über Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVII. 1882. W. Weldon, On Dinophilus gigas. Quart. Journ. micr. sc.

systems sind mit dem Hautepithel im Zusammenhang. Von Sinnesorganen sind die beiden am Prostomium gelegenen Tentakel sowie seitliche Flimmergruben zu nennen. Statocysten finden sich bei *Protodrilus* vor. Auch Augen sind bei einigen Formen beobachtet.

Die Mundöffnung führt in einen im Peristomium gelegenen Oesophagus, in den bei *Protodrilus* dicht hinter der Mundöffnung ein ventraler muskulöser Schlundkopf mit Drüsen mündet. Der Darm ist ein geradgestrecktes Rohr mit der Afteröffnung am hinteren Körperende. Das Blutgefäßsystem von *Protodrilus* besteht aus einem zwischen Epithel und Peritonealbekleidung des Darmes gelegenen, den Darm umgebenden Blutsinus, der hinter dem Schlund in ein kontraktiles, an einer Stelle herzartig erweitertes Rückengefäß übergeht. Dieses setzt sich in zwei Gefäßschlingen fort, die rücklaufend sich hinter dem Schlund zu einer durch die ganze Länge des Körpers verlaufenden ventralen Gefäßlakune vereinigen. Die Kopftentakel von *Protodrilus* enthalten einen Kanal, der im Kopfe in eine kleine ampullenartige Erweiterung übergeht. Morphologisch stellt dieser Apparat (Tentakelrohrapparat Salensky) wohl ein Derivat der Coelomwand, funktionell einen erektilen Apparat der Tentakel vor. Bei *Polygordius* ist längs des ganzen Körpers ein kontraktiles Rückengefäß sowie ein Bauchgefäß zu finden; beide sind miteinander vorn sowie in jedem Dissepiment durch Gefäßschlingen in Verbindung und enden hinten blind. Im Kopfsegmente besitzen die Gefäße eigene Wandungen, in den übrigen Teilen erscheinen sie als Gefäßlakunen, die von den anstoßenden Gewebsteilen begrenzt werden (nach Hempelmann und Woltereck auch hier mit besonderer Wandung). Ein Darmblutsinus soll nur zur Zeit der Geschlechtsreife in den Genitalsegmenten auftreten (Hempelmann).

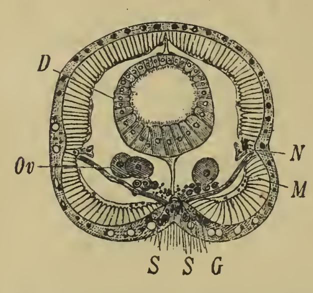


Fig. 417. Querschnitt durch ein Rumpfmetamer von *Protodrilus leuckarti* (nach Hatschek).

D Darm, *G* Ganglienzellen der im Hautepithel gelegenen Seitenstränge (*SS*) des Nervensystems, *M* Muskulatur, *N* Niere, *Ov* Ovarium.

Die Exkretionsorgane sind meist kurze S-förmig gewundene Kanälchen mit Wimpertrichter. Sie wiederholen sich in allen Rumpfmetameren.

XXVII. 1887. W. Schimkewitsch, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Dinophilus vom Weißen Meere. Zeitschr. f. Zool. LIX. 1895. A. Foettinger, Recherches sur l'organisation de Histriobdella homari etc. Arch. de Biolog. V. 1884. R. Woltereck, Trochophora-Studien. Zoologica. H. 34. 1902. Zur Kopffrage der Anneliden. Verhandl. deutsch. Zool. Ges. 1905. F. Hempelmann, Zur Morphologie von Polygordius lacteus Schn. und Polygordius triestinus Woltereck. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXIV. 1906. W. Salensky, Morphogenetische Studien an Würmern. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1907. U. Pierantoni, Protodrilus. Fauna u. Flora Neapel 1908. J. Nelson, The morphology of Dinophilus Conklini. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia LIX. 1907. C. Shearer, On the Anatomy of Histriobdella homari. Quart. Journ. micr. sc. LV. 1910.

Protodrilus ist hermaphroditisch, *Polygordius* (mit Ausnahme von *P. triestinus*) getrennten Geschlechts. Die Geschlechtsprodukte finden sich in den hinteren Rumpfmetameren und liegen im Coelomepithel. Sie gelangen durch einen Bruch der Leibeswand oder durch Ablösung der hintersten Körpersegmente, die sich dann durch Regeneration neubilden, nach außen. In der Gattung *Protodrilus* sollen auch nur männliche Individuen vorkommen (Ergänzungsmännchen Pierantoni), die ihr Sperma durch Nephridien ähnliche Kanäle entleeren.

Die Entwicklung ist eine Metamorphose (Fig. 415, 416). Die Archianneliden sind marin und leben im Sande.

Fam. *Polygordiidae.* Mit den Charakteren der Gruppe: *Protodrilus flavocapitatus* Ulj. Neapel, Sebastopol. *P. leuckarti* Htschk., in einem Salzsee (Pantano) bei Messina (Fig. 413). *P. schneideri* Lnghs., Madeira, lebt auch im Süßwasser. *P. spongioides* Pierantoni. Im Süßwasser, Neapel. *Polygordius lacteus* Schn., Helgoland. *P. appendiculatus* Fraipont, Helgoland und westl. Mittelmeer. *P. triestinus* Woltereck. Triest.

Zu den Archianneliden werden vielfach auch gerechnet die marinen Gattungen *Dinophilus* (*D. apatris* Korschelt, *D. gyrociliatus* Schm., Neapel) sowie die in der Kiemenhöhle und auf den Eiern des europäischen Hummers lebende *Histriobdella homari* Bened.

II. Klasse. **Chaetopoda, Borstenwürmer.**

Anneliden mit Borsten in der Haut. Äußere und innere Metamerie wohl ausgebildet.

Der Körper der Chaetopoden (Fig. 419) ist äußerlich in Segmente gegliedert, die den inneren Metameren entsprechen und sich in der Regel ziemlich gleichartig verhalten, nur nach hinten zu allmählich verjüngen. Zuweilen sind die vorderen Metameren auch im inneren Bau abweichend ausgebildet. Das Prostomium *(Kopflappen)* und das aus dem Metastomium durch Verschmelzung mit dem ersten, zuweilen auch zweiten Rumpfmetamer hervorgegangene Periostomium *(Mundsegment)* bilden den Kopfabschnitt des Körpers, der jedoch nicht scharf gegen den Rumpf abgesetzt ist.

Mit seltenen, durch Reduktion zu erklärenden Ausnahmen treten an allen Rumpfmetameren Borsten mit Ersatzborsten auf, welche in vom Hautepithel entstandenen Borstensäckchen als cuticulare Abscheidung von einer einzigen basalen Zelle aus gebildet werden. Bei den *Polychaeten* und *Protochaeten* sind die Borsten in extremitätenartige Anhänge, die *Parapodien,* eingelagert. Die Parapodien sind entweder sehr einfach und einästig *(Protochaeta),* oder zweiästig, in einen dorsalen und ventralen Teil gegliedert *(Polychaeta),* in vielen Fällen infolge Rückbildung verkürzt und in einen dorsalen und ventralen Borstenwulst oder Borstenhöcker getrennt. Bei den *Oligochaeta* fehlen Parapodien und es erscheinen die Borsten in Gruben der Haut eingesenkt. Als weitere äußere Anhänge treten Tentakel, Cirren und Kiemen auf, welche aber den *Oligochaeten* fehlen.

Das Körperepithel wird von einer Cuticula bedeckt, doch ist auch Flimmerung noch vielfach vorhanden. Die Haut weist reichlich Drüsen auf. Im Hautmuskelschlauch sind die vier Längsmuskelbänder durch Faltung vergrößert und außen von einer Ringmuskellage umgeben. Auch kompliziert sich die Muskulatur mit dem Auftreten der Parapodien.

1. Ordnung. **Protochaeta.**[1])

Chaetopoden mit sehr einfachen, einästigen Parapodien.

Der langgestreckte, ventral abgeflachte, aus zahlreichen Segmenten aufgebaute Körper stimmt auch im inneren Bau mit jenem der Archianneliden weitgehend überein. Die Berechtigung einer besonderen Ordnung *Protochaeta* für die hierher gehörigen *Saccocirriden* erscheint danach in Frage gestellt (Goodrich). Wahrscheinlich handelt es sich auch in diesen nicht um ursprüngliche, sondern sekundär vereinfachte Annelidenformen.

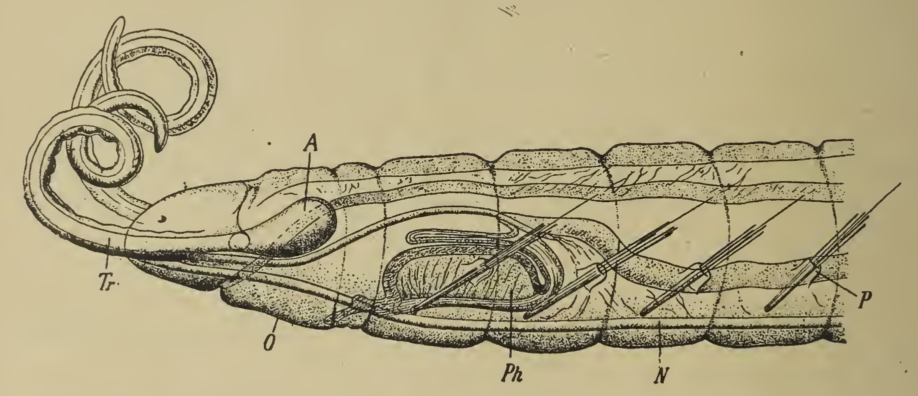


Fig. 418. Vorderkörper von *Saccocirrus papillocercus* (nach Goodrich). ca. $^{70}/_{1}$
N ventraler Nervenstrang, *O* Mund, *Ph* Pharyngealsack, *P* Parapodium, *Tr* Tentakelrohr, *A* Ampulle desselben.

Auf den kleinen, mit zwei großen Tentakeln ausgestatteten Kopflappen folgt ein langes Peristomium, in dem wenigstens zwei larvale Rumpfsegmente einbezogen sind; an ihm ist ein kurzes, deutlich begrenztes Metastomium erkennbar, das ventral die Mundöffnung trägt; die Rumpfsegmente sind äußerlich durch schwache Furchen geschieden und besitzen jederseits (mit Ausnahme der letzten Metameren) ein dorsalwärts gerichtetes einfach zylindrisches, vor- und rückstülpbares Parapodium mit einem Bündel meißelförmiger Borsten (Fig. 418). Das Endsegment trägt zwei lappige Anhänge, mittels deren sich das Tier festheften kann.

---

[1]) A. F. Marion et N. Bobretzky, Étude des Annélides du Golfe de Marseille. Ann. scienc. nat. 1875. E. S. Goodrich, On the Structure and Affinities of Saccocirrus. Quart. Journ. microsc. sc. XLIV. 1901. U. Pierantoni, Osservazioni sullo sviluppo embrionale e larvale del Saccocirrus papillocercus Bobr. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. XVIII. 1906. W. Salensky, Morphogenetische Studien an Würmern. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1907. F. Hempelmann, Die Geschlechtsorgane und -Zellen von Saccocirrus. Zoologica. H. 67. 1913.

Der Darmkanal besteht aus einem durch die 13—14 vorderen Metameren sich erstreckenden Oesophagus mit Schlundanhang sowie dem metamer ausgebuchteten Mitteldarm; der After liegt am Hinterende, etwas dorsal. Vom Blutgefäßsystem ist ein Rücken- und Bauchgefäß beobachtet, die durch Schlingen im Kopfe verbunden sind. Im Kopfe finden sich zwei sackförmige Ampullen, welche durch je eine kleine Öffnung mit der Coelomhöhle kommunizieren; sie entsenden einen Kanal in die Tentakel (Tentakelrohrapparat Salensky) (Fig. 418). Es handelt sich in dieser Bildung wie bei *Protodrilus* wahrscheinlich um Derivate der Coelomwand, funktionell um einen erektilen Apparat der Tentakel.

Das Nervensystem liegt subepithelial und besteht aus einem im Kopflappen gelegenen Cerebralganglion, welches durch eine Schlundkommissur mit den zwei zylindrischen Bauchnervensträngen zusammenhängt. Von Sinnesorganen sind am Kopflappen außer den beiden Tentakeln zwei einfache Augen und Flimmergruben zu nennen.

Als Exkretionsorgane fungieren in allen Rumpfmetameren sich wiederholende Segmentalorgane, beim Männchen mit lateraler, beim Weibchen mit ventraler äußerer Mündung. In den Genitalsegmenten dienen diese Organe zur Ausleitung der Genitalprodukte und sind im Zusammenhange damit modifiziert; beim Männchen besitzen sie einen als Vesicula seminalis fungierenden Blindsack und münden auf einer Papille; beim Weibchen mündet zusammen mit dem Nephridium der Genitalsegmente ein zweiter Nephridialgang mit sackförmiger Erweiterung (Receptaculum).

Die Geschlechter sind getrennt. Die Gonaden, in beiden Geschlechtern gleich gebaut, finden sich bei *Saccocirrus papillocercus* vom 15., bei *S. major* vom 20. Metamer angefangen in allen hinteren Rumpfmetameren. Sie bestehen aus paarigen Keimlagern im Coelomepithel. Eier sowohl als Samenzellen fallen in die Coelomhöhle und werden durch die betreffenden Nephridien ausgeleitet.

Die Entwicklung ist eine Metamorphose.

Die Tiere sind marin und leben im Sande.

Fam. *Saccocirridae*. Mit den Charakteren der Ordnung. *Saccocirrus papillocercus* Bobr. Mittelmeer, Schwarzes Meer, Madeira (Fig. 418). *S. major* Pierantoni. Mittelmeer.

2. Ordnung. **Polychaeta.**[1])

Marine Chaetopoden mit vollkommenen oder modifizierten Parapodien und zahlreichen Borsten in denselben. In der Regel getrenntgeschlechtlich.

[1]) Außer Savigny, Delle Chiaje vgl. Audouin et Milne Edwards, Classification des Annélides etc. Ann. science. nat. 1832—1833. E. Grube, Die Familien der Anneliden. Arch. f. Naturg. 1850—1851. A. de Quatrefages, Histoire naturelle des Annélides. Paris 1865. E. Claparède, Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. Genève et Bâle 1868, Suppl. 1870. Recherches sur la structure des

Der Körper der *Polychaeten* ist entweder langgestreckt und zylindrisch oder breit, gedrungen und aus einer geringeren Zahl von Metameren aufgebaut (Fig. 419). Man unterscheidet zunächst den Kopf, der sich von den folgenden Rumpfmetameren nicht scharf absetzt. Er besteht aus dem Kopflappen (Prostomium) sowie dem Mundsegment, welches durch Verschmelzung des Metastomiums mit einem oder zwei *(Nereidae)* Rumpfmetameren (E. Meyer) hervorgegangen ist. Die Rumpfmetameren sind häufig untereinander gleich, zuweilen jedoch erscheinen besonders die vorderen different ausgebildet und heben sich auch durch die verschiedene Gestaltung ihrer Anhänge als besondere Körperregion ab, so daß zwei (Thorax, Abdomen) oder auch drei Regionen unterschieden werden können. Das Ende des Körpers bildet das Endsegment (Analsegment) mit der Afteröffnung.

Annélides sédentaires. Genève 1873. A. Agassiz, On alternate generation in Annelids etc. Boston. Journ. Nat. Hist., 1862. E. Ehlers, Die Borstenwürmer I. II. Leipzig 1864 u. 1868. A. J. Malmgren, Nordiska Hafs-Annulater. Annulata polychaeta Spetsbergiae etc. Vetensk. Akad. Förhandl. 1865—1867. E. Claparède und E. Metschnikoff, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIX. 1869. R. Greeff, Untersuchungen über die Alciopiden. Nov. Acta. 1876. E. v. Marenzeller, Zur Kenntnis der adriatischen Anneliden. Sitzgsber. Akad. Wien, 1874—1884. L. v. Graff, Das Genus Myzostoma. Leipzig 1877. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. Arch. de Biol. III—IV. 1882—1883. A. Wirén, Om circulations- och digestions-organen hos Annelider etc. Svensk. Akad. Handl. XXI. 1884—1885. W. Mc Intosh, Report on the Annelida Polychaeta. Challenger Rep. XII. 1885. A Monograph of the British Annelids. Polychaeta. London 1900—1908. F. Nansen, Bidrag til Myzostomernes Anatomi og Histologi. Bergen 1885. B. Hatschek, Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus. Arb. zool. Inst. Wien. VI. 1885. System der Anneliden. Lotos 1893. M. Jaquet, Recherches sur le Système vasculaire des Annélides. Mitth. zool. Stat. Neapel. VI. 1886. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIV. 1886. H. Eisig, Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora Neapel, XVI, 1887. E. Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. zool. Stat. Neapel. VII, VIII, XIV. 1887—1901. C. Grobben, Die Pericardialdrüse der chaetopoden Anneliden etc. Sitzgsber. Akad. Wien. 1888. E. B. Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journ. Morph. VI. 1892. A. Malaquin, Recherches sur les Syllidiens. Lille 1893. R. Racovitza, Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. Arch. zool. expér. 1896. E. S. Goodrich, On the Nephridia of the Polychaeta. Quart. Journ. microsc. sc. 1897—1900. A. D. Mead, The early development of marine Annelids. Journ. Morph. XIII. 1897. C. M. Child, The early development of Arenicola and Sternaspis. Arch. f. Entw.-Mech. IX. 1900. R. v. Stummer-Traunfels, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Myzostomen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXV. 1903. L. Fage, Recherches sur les organes segmentaires des Annélides polychètes. Ann. sc. nat. 1906. D. Rosa, Tomopteridi. Raccolte plancton. fatte d. r. nave Liguria. I. Firenze 1908. F. Hempelmann, Zur Naturgeschichte von Nereis dumerilii. Zoologica. H. 62. 1911. O. Storch, Vergleichend-anatomische Polychätenstudien. Sitzgsber. Akad. Wien. CXXII. 1913. Vgl. ferner die Schriften von Williams, Kinberg, Mesnil, v. Drasche, Pruvot, Cosmovici, Hamaker, Baron de Saint-Joseph, Häcker, Graf Attems, Gilson, Duncker, Fauvel, Galvagni, Woodworth, Shearer u. a.

Ein Charakter der Polychaeten liegt in dem Vorhandensein von extremitätenartigen Anhängen an den Rumpfmetameren, den *Parapodien* (Fig. 414, 420). In ihnen finden sich auch die hier zahlreichen in Reihen oder Büscheln angeordneten Borsten, welche, in Säcken eingelagert, durch besondere Muskeln vorgeschoben werden können. An einem kompletten Parapodium unterscheidet man einen dorsalen und ventralen borstentragenden Ast, dazu einen dorsalen und ventralen Cirrus sowie als dorsalen Anhang eine fadenförmige, baum- oder kammförmige Kieme. Nicht immer sind alle Teile des Parapodiums vorhanden. Auch kann der Stamm des Parapodiums soweit verkürzt sein, daß seine beiden gleichfalls reduzierten Äste als getrennte Borstenhöcker oder Borstenwülste der Rumpfwand ansitzen. Zuweilen fehlt dann ein Ast vollständig. Auch Borsten können teilweise oder ganz fehlen.

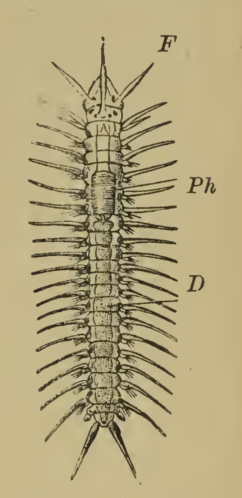


Fig. 419. *Grubea fusifera* (nach Quatrefages). *Ph* Pharynx, *D* Darmkanal *F* Cirren. ca. $^5/_1$

Die Form der chitinösen, selten verkalkten Borsten variiert außerordentlich und bietet gute Anhaltspunkte zur Charakterisierung der Familien und Gattungen. Man unterscheidet zunächst einfache Borsten, das heißt solche, die aus einem Stücke, sowie zusammengesetzte, die aus zwei beweglich verbundenen Teilen bestehen, und weiter unter ersteren Stacheln, Haarborsten, Hakenborsten, Plattborsten *(Paleen)*, Lanzenborsten, unter letzteren Spießborsten, Sichelborsten, Pfeilborsten, je nach der Stärke, Gestalt und Art der Endigung (Fig. 421). Leit- oder Stützborsten *(Aciculae)* werden starke, wenig vorstreckbare, im Innern der Parapodien gelegene Borsten genannt. Die Cirren sind meist fadenförmig und zuweilen gegliedert, oder konisch und dann oft mit einem besonderen Wurzelglied versehen. In einigen Fällen erlangen die Rückencirren eine flächenhafte Verbreiterung und bilden sich zu breiten Schuppen, *Elytren*, um, welche ein schützendes Dach zusammensetzen *(Aphroditidae)* (Fig. 430).

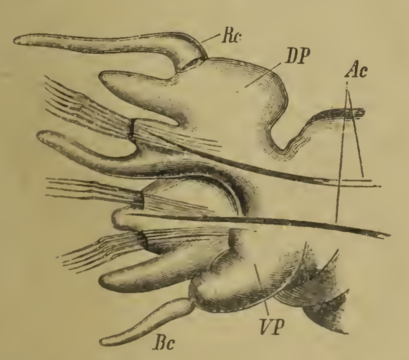


Fig. 420. Dorsaler *(DP)* und ventraler *(VP)* Ast des Parapodiums mit den Borstenbündeln von *Nereis* (nach Quatrefages). *Ac* Aciculae, *Rc* Rückencirrus, *Bc* Bauchcirrus.

Am Mundsegment (Fig. 429) erfährt das Parapodium meist eine verschiedene Ausbildung, indem die borstentragenden Äste rudimentär werden oder fehlen. Dagegen entwickeln sich die Cirren sehr umfangreich und werden hier als *Cirri tentaculares* (Fühlercirren) bezeichnet. Am Kopflappen (Prostomium) finden sich zwei große Tentakel, die verkürzt als

sog. Palpen auftreten. Außerdem kommen in wechselnder Zahl Kopfcirren vor. Den *Drilomorpha* fehlen alle Anhänge des Prostomiums (Fig. 432). Dagegen sind bei den *Serpulimorpha* die Tentakel zu einer Tentakelkrone umgebildet, auch bei den *Terebellimorpha* vermehrt und zu langen Fangfäden entwickelt (Fig. 424, 433). Die Cirren des Analsegments werden als Aftercirren unterschieden.

Das Nervensystem (Fig. 422) besteht aus einem im Prostomium gelegenen Gehirn, der Schlundkommissur und der metamer gegliederten Bauchganglienkette, deren Ganglien zuweilen *(Serpuliden),* am meisten im vorderen Abschnitte des Körpers, weit auseinanderweichen, so daß die Ganglienkette strickleiterförmig wird. Die Lagerung des Nervensystems ist noch vielfach eine subepitheliale. Vom Gehirn werden der Kopflappen und die sich an demselben findenden Sinnesorgane versorgt. Bei den *Amphinomiden* findet sich ein zweites Paar vom Gehirn ausgehender sog. podialer Längsnerven, die segmental mit einem Ganglion (Podialganglion) versehen sind, das mit dem Bauchganglion des betreffenden Segmentes durch eine Kommissur in Verbindung steht. Dieser podiale Längsnerv mit seinen Ganglien ist bei zahlreichen Polychaeten auf das 1. oder 1. und 2. Metamer beschränkt, während bei den *Rapacia* sich auch in allen übrigen Metameren noch die Podialganglien finden, aber bloß mit den Bauchganglien durch eine Kommissur verbunden sind. Mit dem Gehirn und der Schlundkommissur hängen auch die Nerven und Ganglien des Schlundnervensystems zusammen.

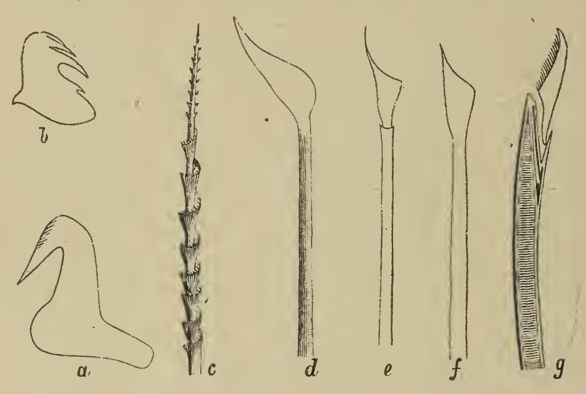


Fig. 421. Borsten verschiedener Polychaeten (nach Malmgren und Claparède).

a Hakenborste von *Sabella*, *b* dieselbe von einer *Terebella*, *c* Borste mit Spiralleiste von *Sthenelais*, *d* Lanzenborste von *Phyllochaetopterus*, *e*, *f* dieselben von *Sabella*, *g* zusammengesetzte Sichelborste von *Nereis cultrifera*.

Von Sinnesorganen sind ein oder zwei Paare Augen vom Typus der Napf- oder Blasenaugen (Fig. 111) am Kopflappen sehr verbreitet; am höchsten entwickelt sind die zwei großen Kopfaugen der *Alciopiden*. Seltener sind zahlreiche kleine Augen am Kopflappen vorhanden. Augenflecken können auch am hinteren Körperende liegen *(Fabricia)* oder an den Seiten vieler Segmente sich wiederholen *(Polyophthalmus)*. Bei einigen Serpuliden *(Branchiomma)* finden sich Augen vom Typus der Komplexaugen an den Tentakeln. Beschränkter erscheint das Vorkommen von statischen Organen (Statocysten), die als paarige Bläschen am Schlundringe von *Arenicola*, einigen *Serpuliden* und jungen *Terebelliden* beobachtet sind, zuweilen mit

Kanalverbindung zur Haut wie bei *Arenicola marina, Branchiomma vesiculosum* u. a. Dagegen sind seitliche, als Geruchsorgane gedeutete Flimmergruben (Nackenorgan) am Prostomium zahlreicher Polychaeten nachgewiesen. Knospenförmige Sinnesorgane am Mundrande und der Mundhöhle werden als Geschmacksorgane aufgefaßt. Einzelne mit Härchen, Borsten an der Oberfläche ausgestattete Sinneszellen (Tastzellen) oder Gruppen solcher finden sich über die ganze Haut, insbesondere aber an den Tentakeln und Cirren verbreitet.

Der Verdauungskanal gliedert sich in Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der Mund liegt ventral, bei den in Röhren lebenden *Serpuliden* und *Hermelliden* terminal. Der muskulöse Vorderdarm erstreckt sich durch mehrere Rumpfmetameren und ist häufig entweder selbst als Rüssel vorstülpbar, oder sein vorstülpbarer Teil erscheint als besonderer, von der Schlundwand als Scheide umgebener Schlauch differenziert. In anderen Fällen ist ein ventraler muskulöser Schlundsack vorhanden. Der Schlund ist in sehr mannigfaltiger Weise mit Papillen oder cuticularen Zähnen (sog. Kiefern) ausgestattet. Der Mitteldarm verhält sich in seiner ganzen Länge ziemlich gleichartig; er erscheint zwischen den Dissepimenten, somit segmental, zu seitlichen Taschen erweitert, die zuweilen *(Aphroditidae)* zu langen Blindsäcken entwickelt sein können (Fig. 423). Bei *Capitelliden* und *Euniciden* kommt ein sog. Nebendarm vor, ein ventrales, längs des Mitteldarmes verlaufendes Rohr, das an seinen beiden Enden in den Darm mündet. Der Enddarm ist kurz und öffnet sich terminal im After. Von Anhangsorganen sind häufig sich findende drüsige Anhänge am hinteren Ende des Oesophagus zu erwähnen.

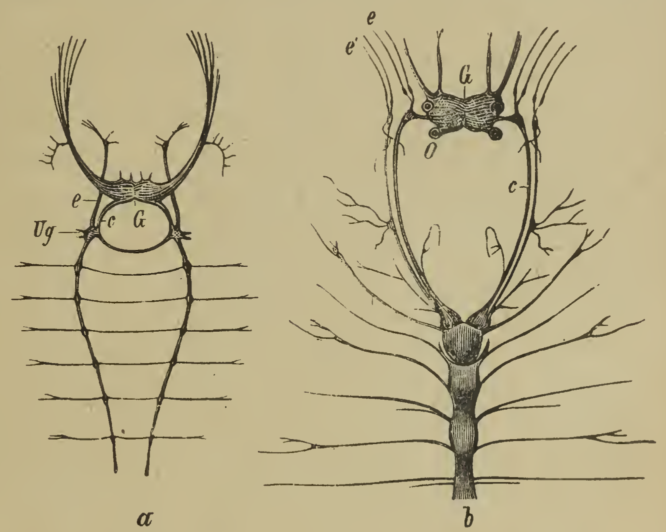


Fig. 422. Gehirn und vorderer Abschnitt der Ganglienkette *a* von *Serpula*, *b* von *Nereis* (nach Quatrefages). *G* Gehirnganglion, *c* Schlundkommissur, *Ug* Unteres Schlundganglion, *e e'* Nerven für die Cirri tentaculares, bezw. die Anhänge des Mundsegments, *O* Augen.

Zahlreiche Polychaeten besitzen in den dorsal an den Parapodien auftretenden fadenförmigen *(Spiomorpha)* oder baumförmig verzweigten *(Amphinome)* oder kammförmigen *(Eunice)* Kiemen besondere Atmungsorgane (Fig. 132). Die Kiemen können an allen Rumpfmetameren ent-

wickelt sein oder sich auf die mittlere Rumpfregion beschränken *(Arenicola)* (Fig. 432); bei in Röhren lebenden Formen finden sie sich bloß an den zwei oder drei *(Terebellidae)* vorderen Rumpfmetameren vor (Fig. 424). Beim Mangel von Kiemen wird die Atmung durch die ganze Körperhaut, insbesondere aber ihre zarten Anhänge (Tentakel, Cirren) vermittelt; so besitzen auch die vermehrten und vergrößerten Tentakel *(Serpulimorpha, Terebellimorpha)* des Kopflappens neben ihrer Funktion als Fangorgane und Taster die Bedeutung von Atmungsorganen.

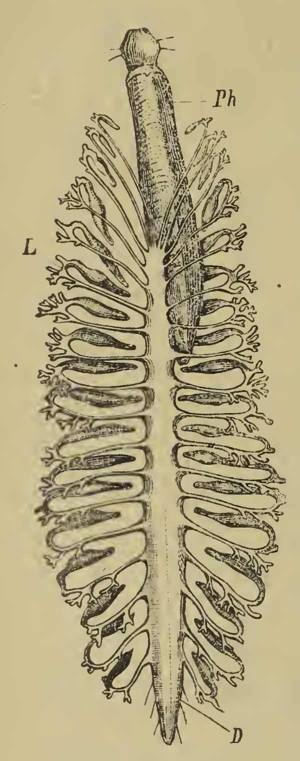


Fig. 423. Darmkanal von *Aphrodite aculeata* (nach M. Edwards).

Ph Pharynx, *D* Mitteldarm, *L* Blindsäcke desselben.

Das Blutgefäßsystem der Polychaeten ist ein geschlossenes System von Bahnen. Es besteht gewöhnlich aus einem (zuweilen paarigen) Rückengefäß und einem über dem Bauchstrang des Nervensystems und unter dem Darm gelegenen Bauchgefäße (Fig. 414, 424). Beide Gefäße hängen durch ein den Darm umspinnendes Gefäßnetz sowie durch vorn im Kopfe gelegene und ferner segmentale, an der Körperwand verlaufende Gefäßschlingen, in welche auch die Parapodialkiemen eingeschaltet sind, miteinander zusammen (Fig. 144). In anderen Fällen (*Spionidae, Serpulidae* u. a.) dagegen ist das splanchnische Gefäßnetz durch einen den Darm umgebenden Blutsinus vertreten und ein gesondertes Rückengefäß nur im vordersten Abschnitte des Körpers über dem Oesophagus zu unterscheiden. Komplikationen ergeben sich durch das Auftreten von Längsgefäßen am Nervensystem oder auch zu den Seiten des Körpers sowie weiterer Verzweigungen. Meist ist bloß das Rückengefäß oder der Darmsinus kontraktil und leitet den Blutstrom von hinten nach vorn, zuweilen fungieren einzelne erweiterte Querschlingen als herzartige Abschnitte, seltener erweisen sich alle größeren Gefäßstämme als kontraktil. In einigen Fällen *(Glycera, Capitella, Polycirrus)* fehlt das Blutgefäßsystem infolge von Rückbildung. Die Blutflüssigkeit ist rot oder grün gefärbt oder farblos und enthält zuweilen farblose Blutzellen. Im Rückengefäß findet sich häufig der sog. Herzkörper, ein Strang drüsiger, pigmentführender Zellen, die vom Coelomepithel stammen.

Die geräumige, vom Peritonealepithel ausgekleidete Coelomhöhle wird durch die Mesenterien und Dissepimente in Kammern geteilt, welche indessen durch Öffnungen in den Dissepimenten miteinander kommunizieren. Dissepimente und Mesenterien können auch eine mehr oder weniger weitgehende Reduktion erfahren, wie dies besonders im Vorderkörper in der Ausdehnung des Oesophagus der Fall ist, so daß größere zusammenhän-

gende Räume entstehen. Die Coelomhöhle wird von einer lymphoiden Flüssigkeit (perienterische Flüssigkeit) erfüllt, welche farblose Zellen führt. Zuweilen *(Capitella, Glycera, Polycirrus)* sind diese Zellen haemoglobinhaltig und rot gefärbt und die Coelomflüssigkeit vertritt hier mit dem Ausfalle des Blutgefäßsystems das Blut. Die Zellen der perienterischen Flüssigkeit stammen von besonderen drüsigen Bildungsstätten des Peritonealepithels (Lymphkörperdrüsen). Außerdem zeigt sich das Peritonealepithel über den Blutgefäßen stellenweise exkretorisch (sog. Chloragogendrüsen) differenziert und bildet zuweilen (*Terebella, Arenicola* u. a.) in die Coelomhöhle vorspringende, an Blindgefäßen entwickelte drüsige Zotten. Die konkrementführenden Zellen werden in die Coelomflüssigkeit abgestoßen und durch die Nephridien ausgeführt.

Die Genitaldrüsen lagern im Peritonalepithel. Sie wiederholen sich in zahlreichen Segmenten, zuweilen sind sie auf wenige Metameren beschränkt. Die Genitalprodukte fallen in die Coelomhöhle und erlangen hier ihre volle Reife.



Fig. 424. ***Eupolymnia (Terebella) nebulosa***, von der Rückenseite geöffnet (nach M. Edwards).
Dg vorderer Abschnitt des Dorsalgefäßes (Herz), *K* Kiemen, *T* Tentakeln.

Als *Exkretionsorgane* finden sich ursprünglich in allen Metameren paarige Nephridien *(Segmentalorgane)*. Dieselben beginnen mittels eines Wimpertrichters im Coelom des vorhergehenden Metamers und bilden einen meist kurzen, drüsigen Kanal, der lateral mündet (Fig. 154). Die Nephridien dienen auch zur Ausführung von Exkretionsstoffen der Leibeshöhle (Chloragogenzellen) und werden zur Brunstzeit in den Genitalsegmenten als Eileiter und Samenleiter verwendet, um die in die Coelomhöhle abgestoßenen Genitalprodukte nach außen zu schaffen. In einigen Fällen (*Glyceridae, Phyllodocidae* u. a.) sind jedoch die Nephridien gegen das Coelom geschlossen und mit zahlreichen zylindrischen Wimperkölbchen (Solenocyten) am Innenende ausgestattet; zur Ausleitung der Genitalprodukte dient dann ein in den Genitalsegmenten dem Nephridium anliegender Wimpertrichter, der sich bloß zur Zeit der Geschlechtsreife in den Nephridialkanal öffnet. Seltener (einige

Capitellidae) findet sich neben dem Nephridium ein gesondert ausmündender Wimpertrichter zur Ausfuhr der Genitalprodukte vor, Verhältnisse, die eine Verdoppelung des Nephridiums vorstellen und damit zusammenhängen mögen, daß bei *Capitelliden* innerhalb eines Metamers das Nephridium vermehrt auftritt. Eine ungleichartige Ausbildung der Nephridien und eine Beschränkung auf bestimmte Körperabschnitte ist bei *Terebelliden, Cirratuliden* und *Serpuliden* zu beobachten. Bei *Terebelliden* sind die gewöhnlich in drei Paaren (bei *Cirratuliden* und *Serpuliden* in nur einem Paar) (Fig. 433) auftretenden Nephridien der vorderen Thorakalregion sehr groß, ihr Wimpertrichter klein; sie fungieren bloß als Nieren. In der hinteren, durch ein starkes Dissepiment geschiedenen Thorakalregion dagegen bleiben die Nephridialkanäle klein, besitzen aber einen großen Trichter und dienen zur Ausfuhr der Geschlechtsprodukte. Als Eigentümlichkeit möge die Verbindung der vier Nephridien der hinteren Thorakalregion jederseits durch einen Längskanal bei *Lanice conchilega* erwähnt sein.

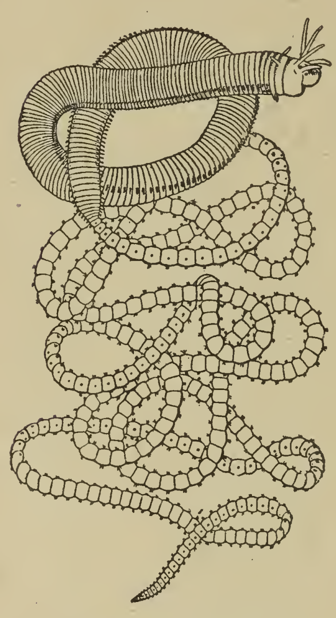


Fig. 425. *Eunice viridis.*
Die hintere schmälere epitoke Körperregion stellt abgelöst und freischwimmend den „Palolo" vor (nach Woodworth). ca. 1/1

Mit Ausnahme einiger hermaphroditischer Formen (*Spirorbis, Salmacina* u. a.) sind die Polychaeten getrennten Geschlechtes. Männliche und weibliche Individuen erscheinen zuweilen in Körperform und im Bau der Sinnes- und Bewegungsorgane verschieden. Ein solcher Dimorphismus des Geschlechtes wurde von Malmgren für die Gattung *Nereis* nachgewiesen, deren geschlechtsreifer (sog. epitoker) Formzustand (früher als *Heteronereis* beschrieben) überdies durch die Umbildung der Parapodien und die Entwicklung besonderer Schwimmborsten in der hinteren Körperregion zur Zeit der Geschlechtsreife ausgezeichnet ist. Bei dem Palolowurm (*Eunice viridis*) (Fig. 425) lösen sich die hinteren verschmälerten Metameren mit den Geschlechtsprodukten (epitoke Körperstrecke) vom Vorderkörper (atoke Körperstrecke) vollends los und schwimmen frei umher. Sie gehen schließlich zugrunde, während der Vorderkörper vermutlich die abgeworfenen Genitalsegmente regeneriert.

An diese Verhältnisse schließen sich gewisse *Syllideen* an, die am Hinterende durch fortgesetzte Teilung heteromorph gestaltete Geschlechtstiere produzieren, indem die epitoke Körperstrecke unter Neubildung eines Kopfes als besonderes Geschlechtsindividuum sich abtrennt (Fig. 426). In solchem Falle, wie bei *Autolytus*, kommt es zu einer Metagenese, in welcher eine Ammengeneration mit einer heteromorphen Geschlechtsgeneration

wechselt, deren auffallend dimorphe Männchen und Weibchen früher als in verschiedene Gattungen gehörig, das Weibchen als *Nereis* und *Sacconereis*, das Männchen als *Polybostrichus* beschrieben wurden. Auch bei der in Hexactinelliden gefundenen *Syllis ramosa* scheint ein solcher Generationswechsel vorzukommen; die Ammenform ist hier dadurch ausgezeichnet, daß die neuen Individuen nicht bloß in der Längsachse des Körpers, sondern auch seitlich wie Knospen entstehen, wodurch ein verzweigter Wurmstock zustande kommt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung ist noch bei anderen Polychaeten, so *Myrianida* (Fig. 219), *Filograna, Ctenodrilus* beobachtet. Sie knüpft an die Fähigkeit der Regeneration an, die bei Polychaeten allgemein verbreitet scheint.

Nach Claparède findet sich bei *Nereis* Heterogonie, bei der eine kleinere, an der Oberfläche schwimmende Generation mit einer größeren, schwerfälligen, auf dem Boden in der Tiefe lebenden wechselt; bei *Nereis dumerili* besteht neben zweierlei heteronereiden ein nereider geschlechtsreifer Formzustand, auch Dissogonie (Hempelmann).

Nur wenige Polychaeten, wie z. B. *Syllis vivipara*, gebären lebendige Junge, alle übrigen sind eierlegend; viele legen die Eier in zusammenhängenden Gruppen ab und tragen sie mit sich herum.

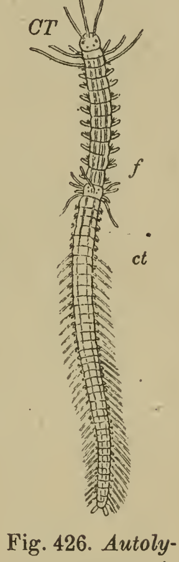


Fig. 426. *Autolytus cornutus* mit dem männlichen Tiere *(Polybostrichus)* (nach A. Agassiz).
F Cirri, *CT* Cirri tentaculares; *f* Cirri, *ct* Cirri tentaculares des Männchens.

Die Entwicklung der Polychaeten ist eine Metamorphose. Die Furchung ist inäqual. Das Entoderm entsteht durch Invagination oder Epibolie der vegetativen größeren Zellen. Das mittlere Keimblatt wird außer einigen Zellen am Mundrande, die larvales Mesenchym (Ectomesenchym) liefern, durch zwei Urmesodermzellen angelegt, welche zwei sich später in Metameren gliedernde, ventrale Mesodermstreifen (Entomesoderm) erzeugen (Fig. 207). Oberhalb letzterer entsteht aus einer Verdickung des äußeren Blattes die Anlage des Bauchnervensystems. Die Entwicklung dieser streifenförmigen Anlage fällt bei den Polychaetenembryonen oft erst in eine spätere Zeit, nachdem der Embryo als Larve ein freies Leben zu führen begonnen hat. Oesophagus und Enddarm gehen aus Ectodermeinstülpungen hervor. Die Jugendformen schlüpfen als Larven aus, deren Grundform, die Trochophora, in zahlreichen Modifikationen auftritt. Auf das *Trochophora*stadium folgen Zustände mit beginnender Metamerie, welche als *Metatrochophora* bezeichnet werden. Als *Nectochaeta*stadium (Fig. 427) hat Häcker einen bei Phyllodociden, Aphroditiden, Nereiden und einigen Euniciden auftretenden, pelagisch lebenden späteren Larvenzustand unterschieden, der nur aus wenigen Metameren besteht und nach teilweiser

oder vollständiger Rückbildung der Wimperkränze sich mittels kräftiger Parapodien schwimmend bewegt.

Nach der besonderen Verteilung der Bewimperung hat man auch die Polychaetenlarven unterschieden und als *Atrochae* solche mit gleichmäßigem Wimperkleid, als *Monotrochae* jene nur mit perioralen Wimperkränzen bezeichnet; tritt zu letzteren noch ein präanaler Wimperkranz hinzu, so heißen die Larven *Telotrochae; Mesotrochae* dann, wenn ein Wimperkranz die Mitte des Körpers umgürtet *(Telepsavus, Chaetopterus).* Unter den durch eine Mehrzahl von Wimperkränzen oder Wimperbogen ausgezeichneten *Polytrochae* werden wieder solche mit Halbringen von Wimpern am Bauch oder Rücken als *Gasterotrochae* und *Nototrochae* benannt und als *Amphitrochae* jene unterschieden, bei denen ventrale und dorsale Wimperbogen auftreten.

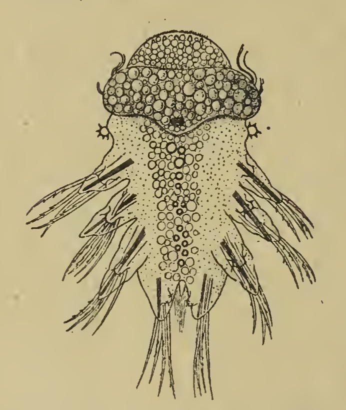


Fig. 427. Larve von *Hermione hystrix* (nach v. Drasche). Nectochaetastadium. $^{92}/_{1}$

Bei Trochophoralarven treten zuweilen provisorische Borsten von meist ansehnlicher Länge auf, so auch bei der als *Mitraria* bezeichneten eigentümlichen Trochophora einer Maldanide, deren relativ sehr umfangreicher, prostomialer Körperabschnitt glockenförmig über den kleinen Hinterkörper hinüberragt (Fig. 428).

Mit seltenen Ausnahmen sind die Polychaeten marin. Relativ wenige Formen, wie z. B. die durchsichtigen *Tomopteriden* und *Alciopiden,* halten sich an der Oberfläche des Meeres auf, die meisten bewohnen die Region der Küsten. Sie leben hier frei, indem sie sich schlängelnd und auch durch Verschiebung der Parapodien bewegen und vom Raube ernähren; oder sie halten sich im Schlamm und Sand oder in selbstgebildeten, mehr oder minder festen Röhren *(Serpulidae, Terebellidae, Chaetopteridae)* auf und ernähren sich von vegetabilischen Stoffen, die sie mittels des Tentakelapparates herbeischaffen. Auch freischwimmende Formen bewohnen zeitweilig dünnhäutige Röhren. Diese Röhren werden von Drüsen der Haut, insbesondere von den in den sog. Bauchschilden gehäuften Bauchdrüsen geliefert. Zahlreiche Formen gehen in die Tiefe hinab. Auch gibt es Bohranneliden, welche Kalksteine und Muschelschalen nach der Art der lithophagen Weichtiere durchsetzen, z. B. *Potamilla reniformis* Müll. (*Sabella saxicola* Gr.). Parasitisch leben nur wenige Formen, wie *Acholoë astericola* und *Ophiodromus flexuosus* in den Ambulacralrinnen von Seesternen, *Oligognathus bonelliae* in der Leibeshöhle von Bonellia, *Ichthyotomus sanguinarius* auf Aalen und die *Myzostomiden* auf Crinoideen. Manche haben die Fähigkeit, ein intensives Licht auszustrahlen, so besonders Arten der Gattung *Chaetopterus,* deren Fühler und Körperanhänge leuchten. Ebenso leuchten die Elytren von *Polynoë,* die Tentakel von *Polycirrus* und die Haut einiger *Syllideen.*

Fossile Reste von Borstenwürmern finden sich vom Silur an in den verschiedensten Formationen.

In der Gruppenbildung der Polychaeten ist wesentlich dem von Hatschek gemachten Einteilungsversuch gefolgt, welcher im einzelnen indes noch späteren Modifikationen unterliegen dürfte.

1. Unterordnung. *Amphinomorpha.* Mit kompletten Parapodien, einfachen Borsten und mehreren Acicularborsten. Der Mund sekundär nach hinten vergrößert, daher von mehreren Segmenten umgeben. Schlund vorstülpbar, unbewaffnet.

Fam. *Amphinomidae.* Von plumpem Körperbau mit nicht sehr zahlreichen Metameren. Kopflappen wenig deutlich begrenzt und auf der Rückenfläche in eine über mehrere Segmente reichende Karunkel ausgehend. Mund auf die Bauchfläche gerückt, von mehreren (bis fünf) Segmenten umgeben. *Amphinome rostrata* Pall., Ind. Ozean. *Euphrosyne foliosa* Aud. M. E., *Hermodice caruncukata* Pall. Stößt bei Reizung Borsten aus, ist deshalb von den Fischern gefürchtet. Mittelmeer. Fraglich ist die Zugehörigkeit von *Spinther miniaceus* Gr. Ectoparasitisch auf Spongien. Mittelmeer, Nordsee.



Fig. 428. Trochophora (sog. *Mitraria*) mit provisorischen Borsten. (Original.) $^{110}/_{1}$
D Darm, *pW* präoraler Wimperkranz, *S* eingezogene Scheitelplatte.

2. Unterordnung. *Rapacia (Nereimorpha).* Mit großen, meist inkompletten Parapodien; neben einfachen in der Regel auch zusammengesetzte Borsten und stets Aciculae. Schlund vorstülpbar, meist bewaffnet.

Fam. *Eunicidae.* Leib sehr lang, aus zahlreichen Segmenten zusammengesetzt. Kopflappen mit mehreren Fühlern, zuweilen auch Palpen (Fig. 132). Fußstummel meist einästig, selten zweiästig, gewöhnlich mit Bauch- und Rückencirren nebst Kiemen (Fig. 414). Ein aus mehreren Stücken zusammengesetzter Oberkiefer und ein aus zwei Platten bestehender Unterkiefer liegen in einem ventralen, dem Schlundrohr anhängenden Kiefersack. *Diopatra neapolitana* Chiaje, Mittelmeer. *Onuphis conchylega* Sars. Verfertigt eine mit Sand und Muschelschalen besetzte Röhre. Nordatl. *Hyalinoecia tubicola* Müll. Bildet eine starre, durchsichtige Röhre. Kosmopolit. *Eunice torquata* Qtrf., Mittelmeer. *E. (Lysidice) viridis* Gray, Palolowurm, Samoa- und Fidschiinseln. Hält sich in den Korallenfelsen auf. Der von den Eingeborenen gegessene Palolo ist die hintere epitoke Körperregion mit den Genitalprodukten, welche sich vom Vorderkörper ablöst und an der Oberfläche frei schwimmt (Fig. 425). *Halla parthenopeia* Chiaje, Neapel. *Staurocephalus rubrovittatus* Gr., Mittelmeer. *Oligo-*

gnathus bonelliae Speng., schmarotzt in der Leibeshöhle von Bonellia. Neapel. *Ophryotrocha puerilis* Clap. Metschn., Mittelmeer.

Fam. *Nereidae (Lycoridae).* Der gestreckte Körper aus zahlreichen Segmenten zusammengesetzt. Kopflappen mit zwei Cirren, zwei Palpen und vier Augen (Fig. 429). Mundsegment ruderlos, mit zwei Paar Fühlercirren jederseits. Ruder (Fig. 420) ein- oder zweiästig, mit Rücken- und Bauchcirren, mit zusammengesetzten Borsten. Rüssel stets mit zwei Kiefern, meist auch mit Kieferspitzen besetzt. *Nereis dumerili* Aud. M. E. (Fig. 429) (mit zwei epitoken Formen, einer vom Nereishabitus, die andere sog. Heteronereisform früher als *Heteronereis fucicola* beschrieben), *N. diversicolor* Müll. Bei beiden Arten soll auch Hermaphroditismus vorkommen. *N. cultrifera* Gr., Europ. Meere.

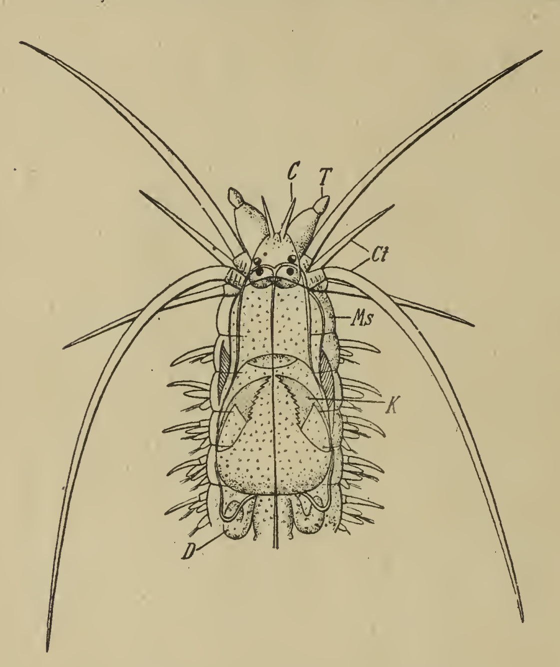


Fig. 429. Kopf und vordere Rumpfsegmente von *Nereis dumerili* (nach Claparède). ca. 8/1

Ms Mundsegment, *Ct* Cirri tentaculares, *C* Kopfcirren, *T* Palpen, *K* Schlundkiefer, *D* Anhangsdrüsen des Darmes.

Hier fügt sich die Fam. *Nephthydidae* an. *Nephthys hombergi* Cuv., Mittelmeer.

Fam. *Glyceridae.* Körper schlank, aus zahlreichen geringelten Segmenten zusammengesetzt. Kopflappen kegelförmig, geringelt, mit vier kleinen Fühlern an der Spitze und zwei Palpen an der Basis. Rüssel weit vorstülpbar, mit vier starken Kieferzähnen. Die Zellen der Coelomflüssigkeit stellen rote Blutkörperchen dar; Gefäßsystem fehlt. *Glycera capitata* Oerst., Nordsee, Mittelmeer.

Fam. *Aphroditidae.* An den Fußstummeln des Rückens breite Schuppen *(Elytren)* an Stelle der Dorsalcirren (Fig. 430), welche meist alternierend, oft nur am Vorderkörper, den Segmenten aufsitzen. Kopflappen mit Augen, mit einem unpaaren und meist mit zwei seitlichen Stirnfühlern, zu denen noch zwei stärkere seitliche untere Fühler (Palpen Kinb.) hinzukommen. Vor dem Munde zuweilen ein sog. Facialtuberkel. Rüssel zylindrisch, vorstülpbar, mit zwei oberen und zwei unteren Kiefern. *Aphrodite aculeata* L., Seeraupe, Rücken mit Haarfilz. Augen sitzend. Borsten der Bauchstummeln zahlreich und lebhaft irisierend. *Hermione hystrix* Sav. Augen gestielt. Europ. Meere. *Polynoë scolopendrina* Sav., Atlant. Oz. *Lepidasthenia elegans* Gr., Mittelmeer. *Acholoë astericola* Chiaje, lebt in den Ambulacralrinnen von Astropecten. Mit Leuchtvermögen. Mittelmeer. *Sthenelais boa* Johnst., Europ. Meere.

Fam. *Hesionidae.* Körper kurz, abgeplattet, mit wenigen Segmenten. Kopflappen mit Fühlern, zuweilen auch Palpen, die folgenden Segmente mit großen Cirren. Rüsselröhre kurz, vorstülpbar. *Hesione pantherina* Risso, Mittelmeer. *Ophiodromus flexuosus* Chiaje, Mittelmeer, lebt in den Ambulacralfurchen größerer Seesterne.

Fam. *Syllididae.* Körper gestreckt und abgeplattet. Kopf meist mit drei Fühlern und zwei bis vier Fühlercirren, oft mit Palpen (Fig. 426). Der vorstülpbare Rüssel besteht aus einer kurzen Rüsselröhre, einer durch Cuticularbildung starren Schlund-

röhre und einem darauffolgenden drüsigen Abschnitt. Ruder einfach. Im Kreise derselben Art treten zuweilen verschiedene Formen als Geschlechtstiere und als Ammen auf. Viele tragen die Eier bis zum Ausschlüpfen der Jungen mit sich umher. *Syllis variegata* Gr., Mittelmeer, Atlant. Oz. *S. ramosa* M'Int., Arafurasee. *Odontosyllis ctenostoma* Clap., Mittelmeer. *Autolytus prismaticus* O. Fabr. (Männchen als *Polybostrichus longosetosus* Oerst., Weibchen als *Nereis bifrons* O. Fabr. beschrieben). Nord. Meere. Eine zweifelhafte Art ist *Autolytus prolifer* Müll. (Männchen als *Polybostrichus mülleri,* Weibchen als *Sacconereis helgolandica* bekannt). *A. cornutus* A. Ag., Atlant., Nord-Amer. (Fig. 426). *Myrianida fasciata* M.-E., Adria (Fig. 219). *Grubea* Qtrf. (Fig. 419). Hier schließt sich an *Ichthyotomus sanguinarius* Eisig. Lebt parasitisch auf Aalen. Neapel.

Fam. *Phyllodocidae.* Körper mit zahlreichen Segmenten. Kopflappen nur mit 4 oder 5 Fühlern und mit Augen. Ruder klein, mit blattförmigem, an Schleimdrüsen



Fig. 430. Vorderende von *Lagisca (Polyno extenuata* nach Entfernung der ersten linken Elytra (nach Claparède). 11/1
Die zwei Borsten des Mundsegmentes bloßgelegt. *El* Elytra.

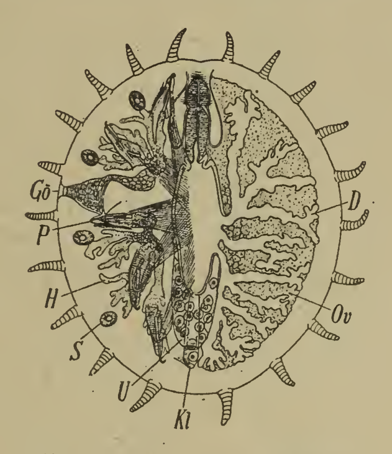


Fig. 431. *Myzostoma cirriferum* (nach v. Graff). ca. 10/1
P Parapodium, *S* Seitenorgan, *D* Darm, *Kl* Kloakenöffnung, *U* Eiersack (sog. Uterus), *Ov* seine Nebenabzweigungen, *H* Hoden, *Gö* männliche Genitalöffnung.

reichem Rücken- und Bauchcirrus. Rüssel glatt oder papillentragend. *Phyllodoce laminosa* Sav., *Eulalia viridis* L., Atlant. Oz., Mittelmeer. *Lopadorhynchus krohni* Clap., Mittelmeer. *Eteone flava* Fabr., Nord. Meere.

Fam. *Alciopidae.* Körper glashell, Kopf mit zwei großen, halbkugelig vorspringenden Augen. Bauch- und Rückencirren blattartig. Rüssel vorstülpbar mit dünnhäutiger Rüsselröhre und dickwandigem Endabschnitt, an dessen Eingang zwei hakenförmige Papillen stehen. Leben pelagisch. Die Larven zum Teil parasitisch in Rippenquallen. *Alciopa cantraini* Chiaje, *Asterope candida* Chiaje, Mittelmeer.

Fam. *Tomopteridae (Gymnocopa).* Kopf wohl gesondert, mit zwei Augen und zwei oder vier Fühlern. Mundsegment mit zwei langen Fühlercirren, die durch eine kräftige innere Borste gestützt werden. Mund ohne Rüssel und Kieferbewaffnung. Die Segmente tragen mächtige, aber borstenlose, zweilappige Fußhöcker. Leben pelagisch. Körper sehr durchsichtig. *Tomopteris (Johnstonella) catharina* Gosse, Mittelmeer, Atlant. Oz.

Fam. *Myzostomidae.* Kleine scheibenförmige Polychaeten (Fig. 431) mit weicher, flimmernder Körperbedeckung. Am Rande des Körpers erheben sich kleine Wärzchen oder Cirren; an den Seiten fünf Paare kurzer, je einen Haken (mit ein bis drei Ersatz-

haken) sowie eine Stützborste enthaltender Fußhöcker, nach außen von ihnen vier Paare saugnapfähnlicher Seitenorgane (Sinnesorgane). Rüssel papillentragend, der Darm mit Seitenästen, mündet nahe dem hinteren Körperende dorsal mit der weiblichen Genitalöffnung in eine Kloake, die auch die Öffnungen der zwei Nephridien aufnimmt. Kreislaufsorgane und Atmungsorgane fehlen. Die Tiere sind Zwitter. Die männlichen paarigen Geschlechtsöffnungen liegen seitlich. Leben ectoparasitisch oder in Cysten an Crinoiden, auch Ophiuroideen; seltener entoparasitisch in Asteroideen und Gorgonocephalus. *Myzostoma glabrum* F. S. Leuck., *M. cirriferum* F. S. Leuck. (Fig. 431), beide ectoparasitisch auf Antedon mediterranea. *M. asteriae* Marenz. Entoparasitisch in Asterias richardi und Stolasterias neglecta. *M. cysticolum* Graff, ohne Seitenorgane, paarweise in Cysten von Comactinia (Actinometra) meridionalis. *Protomyzostomum polynephris* Fedotov. Entoparasit in Gorgonocephalus eucnemis. Kolafjord.



Fig. 432. *Arenicola marina (piscatorum)* (aus règne animal). 1/2

3. Unterordnung *Spiomorpha*. Mit kompletten Parapodien und einfachen Borsten. Schlund vorstülpbar, unbewaffnet.

Fam. *Spionidae*. Polychaeten von geringer Größe, der kleine Kopflappen zuweilen mit fühlerartigen Vorsprüngen und meist kleinen Augen, mit zwei langen, meist von einer Rinne gefurchten Tentakeln. Kiemen einfach fadenförmig. Leben in Röhren. *Spio seticornis* O. Fabr., Nordmeere. *Scolecolepis fuliginosa* Clap., Mittelmeer. *Nerine cirratulus* Chiaje. *Polydora ciliata* Johnst. Mittelmeer, Atlant. Oz.

Fam. *Ariciidae*. Körper etwas flachgedrückt mit vielen kurzen Segmenten. Kopflappen ohne Anhänge. Rüssel kurz, unbewaffnet. Die kurzen Fußhöcker mit lanzettförmigen Kiemen. *Aricia foetida* Clap. Bekannt wegen ihres fauligen Geruches. Neapel. *Scoloplos armiger* Müll. Weit verbreitet.

Fam. *Chaetopteridae*. Körper gestreckt, in mehrere ungleichartige Regionen gesondert. Meist zwei oder vier sehr lange Fühler. Rückenanhänge der mittleren Segmente flügelförmig, oft gelappt. Bewohnen pergamentartige Röhren. *Telepsavus costarum* Clap., Neapel. *Chaetopterus pergamentaceus* Cuv., Westindien. *Ch. variopedatus* Clap., Mittelmeer.

Fam. *Chlorhaemidae (Pherusidae)*. Körper gestreckt, mit kurzen Segmenten. Kopf ringförmig, mit zwei starken, gefurchten Fühlern und mit Kiemenfäden, in den Vorderkörper zurückziehbar, dessen vorderes oder zwei vordere Segmente auffallend lange, nach vorn gerichtete Borsten tragen. Borstenbündel auf kleinen Fußhöckern oder direkt in die Haut eingelagert. Haut mit zahlreichen Papillen, schleimabsondernd. Blut grün. *Flabelligera (Siphonostoma) diplochaitos* Otto, *Stylarioides monilifer* Chiaje, Mittelmeer.

4. Unterordnung. *Drilomorpha*. Prostomium kegelförmig, ohne Anhänge. Parapodien zu zwei Borstenhöckern geteilt. Meist Parapodialkiemen vorhanden. Schlund vorstülpbar, unbewaffnet.

Fam. *Cirratulidae*. Körper rund. Kopf lang, kegelförmig, ohne Fühler, meist auch ohne Fühlercirren. Fußstummel niedrig. Fadenförmige Kiemen an einzelnen oder zahlreichen Segmenten. *Cirratulus cirratus* Müll. (*borealis* Lm.), Nordmeere. *Audouinia tentaculata* Mont. (*lamarcki* Aud. M. E.), Europ. Meere.

Hier reiht sich die Fam. *Ctenodrilidae* an. *Ctenodrilus serratus* O. Schm. (*pardalis* Clap.), Mittelmeer. Pflanzt sich durch Teilung fort.

Fam. *Arenicolidae.* Kopflappen sehr klein, ohne Anhänge. Mundsegment ohne Fühlercirren. Rüssel mit Papillen. Parapodien als kleine Höcker entwickelt, obere mit Haar-, untere mit Hakenborsten. Verästelte Kiemen an den mittleren Segmenten. Bohren im Sande. *Arenicola marina* L. (*piscatorum* Lm.), Fischerwurm (Fig. 432), Atlant. Oz., Mittelmeer. Dient als Köder beim Fischfang.

Fam. *Capitellidae.* Kopf nicht scharf gesondert, meist mit fühlerartigen, ausstülpbaren, bewimperten Organen und mit Augenflecken. Rüssel kurz, papillentragend. Borstenhöcker rudimentär. Blutgefäßsystem rückgebildet. Leben in Röhren. *Capitella capitata* Fabr., Nordsee.

Fam. *Maldanidae (Clymenidae).* Körper drehrund, in zwei bis drei Regionen gesondert. Kopflappen mit dem Mundsegmente verschmolzen, oft eine Nackenplatte bildend. Fühler und Kiemen fehlen. After meist von einem Trichter umgeben. Wohnen in langen Sandröhren. *Maldane glebifex* Gr., Mittelmeer. *Euclymene lumbricoides* Qtrf., Mittelmeer, Atlant. Oz. *Owenia filiformis* Chiaje, Mittelmeer.

Zu der Fam. der *Opheliidae* gehört *Polyophthalmus* Qtrf. Mit seitlichen Augen an zahlreichen Segmenten. Mittelmeer.

Fam. *Sternaspidae.* Körper stark verkürzt, die vorderen verbreiterten und die hinteren Segmente mit Borsten. Bauchseite nahe dem Hinterende mit einem Schild. Um die Afterpapille jederseits ein Büschel von Kiemenfäden. *Sternaspis scutata* Ranz. (*thalassemoides* Otto), Mittelmeer.

Fig. 433. *Spirorbis laevis* (nach Claparède). *a* Das Tier. 60/1 — *b* Röhre. 8/1 *Bs* Brutsack am Deckel, *D* Darm, *Dr* vorderes Nephridium, *M* Magen, *Ov* Eier, *Oe* Oesophagus, *T* Tentakeln.

5. Unterordnung. *Terebellomorpha.* Prostomium reduziert, mit Büscheln von fadenförmigen Fühlern. Parapodialkiemen meist nur an den vorderen Segmenten. Parapodien zu zwei Borstenhöckern geteilt. Schlund nicht vorstülpbar.

Fam. *Amphictenidae.* Körper aus wenig Segmenten bestehend. Kopflappen niedergedrückt. Erstes Segment mit nach vorn gerichtetem Paleenkamm, der die Röhre des Tieres schließt. Kammförmige Kiemen am zweiten und dritten Segmente. Die geraden oder etwas gebogenen, an beiden Enden offenen Röhren sind aus kleinen Sandkörnchen aufgebaut. *Pectinaria (Amphictene) auricoma* Müll. *Lagis koreni* Malmgr., Europ. Meere.

Fam. *Terebellidae.* Körper gestreckt, vorn dicker. Der dünnere Hinterabschnitt zuweilen als borstenloser Anhang deutlich abgesetzt. Kopflappen vom Mundsegment undeutlich geschieden, häufig mit einem Lippenblatt über dem Munde. Zahlreiche fadenförmige Fühler sitzen meist in zwei Büscheln auf. Nur an wenigen vorderen Segmenten kammförmige oder verästelte, selten fadenförmige Kiemen (Fig. 424). Obere Borstenhöcker mit Haarborsten, untere in Form von Querwülsten mit Hakenborsten. Leben in Röhren. Die jungen, noch frei schwimmenden Tiere zuweilen mit zarten Hülsen. *Lanice (Terebella) conchilega* Pall., *Eupolymnia nebulosa* Mont. (Fig. 424), *Terebellides stroemi* Sars, Europ. Meere. *Polycirrus* Gr.

6. Unterordnung. *Serpulimorpha.* Prostomium reduziert, mit Tentakelkrone. Mundsegment mit Kragen. Schlund nicht vorstülpbar. Parapodien zu zwei Borstenhöckern geteilt.

Fam. *Serpulidae.* Körper meist deutlich in zwei Regionen (Thorax, Abdomen) geschieden. Kopflappen mit dem Mundsegment verschmolzen, letzteres in der Regel mit einem Kragen versehen. Mund terminal zwischen zwei seitlichen, halbkreisförmig oder spiralig eingerollten Blättern, an deren Vorderrande sich Tentakel mit Flimmerrinne erheben. Diese tragen sekundäre Filamente, können durch ein Knorpelskelet gestützt und am Grunde durch eine Membran verbunden sein. Häufig ein oder zwei Tentakel zu einem gestielten Deckel umgewandelt, der die Röhre beim Zurückziehen des Tieres verschließt. Bei *Serpula* und Verwandten ist eine Thorakalmembran vorhanden. Bei einigen *Spirorbis*arten (Fig. 433) entwickeln sich die Eier in einer Höhlung des Deckels. Bauen lederartige oder kalkige Röhren, die gewöhnlich angewachsen sind. *Spirographis spallanzanii* Viv. Mit lederartiger Röhre. Mittelmeer. *Branchiomma vesiculosum* Mont. Tentakeln mit zusammengesetzten Augen. Europ. Meere. *Sabella pavonina* Sav., Atlant. Oz., Mittelmeer. *Dasychone lucullana* Chiaje, Nordsee, Mittelmeer. *Myxicola infundibulum* Gr. Lebt in gallertigen Klumpen. Europ. Meere. *Fabricia* Blainv. *Serpula vermicularis* L. Röhre kalkig. *Hydroides (Eupomatus) uncinata* Phil., Mittelmeer. *Spirorbis spirillum* L., Nordmeere. *S. corrugatus* Mont., Mittelmeer. Röhre posthornförmig. *Filograna implexa* Berk., Mittelmeer. *Protula tubularia* Mont., Mittelmeer, Nordsee. *Salmacina* Clap.

Hier schließt sich die Fam. der *Hermellidae* an. *Sabellaria (Hermella) alveolata* L., Nordsee, Mittelmeer.

3. Ordnung. **Oligochaeta.**[1]

Hermaphroditische Chaetopoden ohne Schlundbewaffnung und Parapodien, mit direkt der Körperwand eingepflanzten Borsten, ohne Fühler und Cirren. Peristomium kurz. Entwicklung direkt.

An dem homonom metamerischen Körper der Oligochaeten (Fig. 434) ist der aus dem zuweilen nur kleinen Kopflappen und dem stets borstenlosen Mundsegmente gebildete Kopf nicht scharf gesondert. Fühler und

---

[1]) Außer W. Hoffmeister, D'Udekem, Hering, Ray Lankester, Ratzel vgl. E. Claparède, Recherches anatomiques sur les Oligochètes. Genève 1862. H. Dorner, Ueber die Gattung Branchiobdella. Zeitschr. f. wiss. Zool. XV. 1865. A. Kowalewski, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg 1871. E. Perrier, Études sur l'organisation des lombriciens terrestres. Arch. Zool. expér. 1874 und 1881. F. Vejdovský, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Monographie der Enchytraeiden. Prag 1879. System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892. E. B. Wilson, The Embryology of the earthworm. Journ. of Morph. III. 1889. R. S. Bergh, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. L. 1890. R. Hesse, Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. Zeitschr. f. wiss Zool. LVIII. 1894. F. E. Beddard, A Monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895. W. Michaelsen, Oligochaeta. Das Thierreich. 10. Liefg. 1900. Die geographische Verbreitung der Oligochaeten. Berlin 1903. A. Mrázek, Die Geschlechtsverhältnisse und die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. XXIII. 1906. Überdies vgl. die Arbeiten von Benham, Hatschek, Eisen, Cerfontaine, Horst, Rosa, Tauber, Salensky, Freudweiler, Dechant u. a.

Cirren treten niemals auf. Die Borsten sind nur in geringer Zahl vorhanden und liegen in Gruben der Haut. Bei *Tubificiden, Naididen* sind sie in einem Segment in mehrfacher Zahl zu vier Bündeln angeordnet; in anderen Fällen (z. B. *Lumbricidae*) sind acht einzeln eingepflanzte Borsten vorhanden; bei gewissen *Megascolecidae* bilden die zahlreichen Borsten in jedem Metamer einen kompletten oder dorsal und ventral unterbrochenen Kranz. Borstenlos sind *Achaeta* und *Branchiobdella*. Als Geschlechtsborsten werden gewisse, im Zusammenhang mit geschlechtlichen Leistungen modifizierte, meist größere Borsten unterschieden. In der Nähe der Genitalöffnungen bilden die Drüsen der Haut vornehmlich zur Zeit der Geschlechtsreife eine mächtige, über eine Anzahl von Segmenten reichende Verdickung, den Gürtel oder Sattel *(Clitellum)*. Einen hinteren ventralen Saugnapf besitzt die parasitische *Branchiobdella*.

Von Sinnesorganen finden sich Tastborsten und knospenähnliche Sinnesapparate (Sinnesknospen) (Fig. 88). Augen fehlen oft, oder es sind sehr einfach gebaute Augen vorhanden. Bei *Lumbricus* wurden eigentümliche, lichtempfindliche, pigmentlose Nervenzellen („Lichtzellen") in und unter der Haut beschrieben (vgl. pag. 158, Fig. 122).

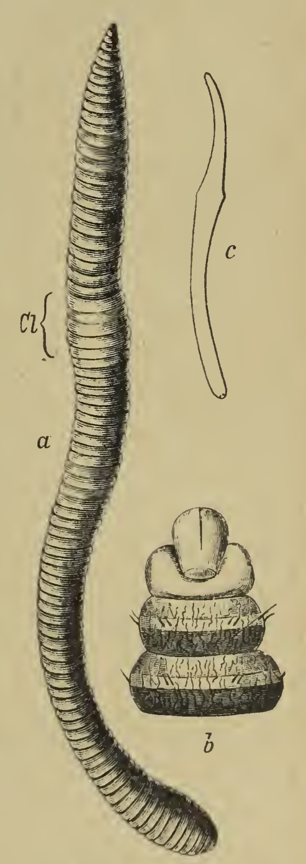


Fig. 434. *Lumbricus rubellus* (nach G. Eisen). 1/1
a Der ganze Wurm. *Cl* Clitellum. *b* Das vordere Körperende von der Bauchseite, *c* Borste, vergr.

Der Darmkanal zerfällt häufig in mehrere Abschnitte, die sich bei den Lumbriciden am kompliziertesten verhalten. Auf die Mundhöhle folgt bei *Lumbricus* ein muskulöser Schlundkopf, auf diesen eine lange, bis in das dreizehnte Segment hineinreichende Speiseröhre mit anhängenden drüsigen Taschen (Kalksäckchen), dann ein Kropf, ein Muskelmagen und sodann der eigentliche Darm, der an seiner Rückenseite eine eingestülpte Längsfalte, die *Typhlosolis*, besitzt und durch einen kurzen Enddarm am Endsegmente ausmündet. Bei den einfacheren, im Wasser lebenden Oligochaeten verhält sich der Darmkanal einfacher, indem stets der Muskelmagen fehlt; indessen findet sich überall ein Schlundkopf vor dem Oesophagus.

Das Blutgefäßsystem, welches das rote Blut führt, zeigt verschiedene Stufen der Ausbildung. Es erscheint am reichsten ausgebildet bei den großen, in der Erde lebenden Formen. Bei *Lumbriciden* findet sich ein Rückengefäß, das die Darmgefäße aufnimmt, sowie ein Bauchgefäß. Die bei den niederen Oligochaeten zwischen Rücken- und Bauchgefäß vorhandenen einfachen Gefäßbogen erhalten sich bei *Lumbriciden* in den vorderen

Metameren und stellen in den Genitalsegmenten die fünf bis acht kontraktilen sog. Herzen vor. In den hinteren Körpersegmenten sind sie in ihrem Verlaufe in ein integumentales Gefäßnetz aufgelöst. Dazu kommt ein subneurales Längsgefäß, das mit den Gefäßbogen kommuniziert. Am Gefäßsystem mancher Oligochaeten finden sich auch kontraktile Blindgefäße (z. B. *Lumbriculus).* Die Atmung erfolgt durch die Haut. Kiemen finden sich selten *(Dero, Alma nilotica).*

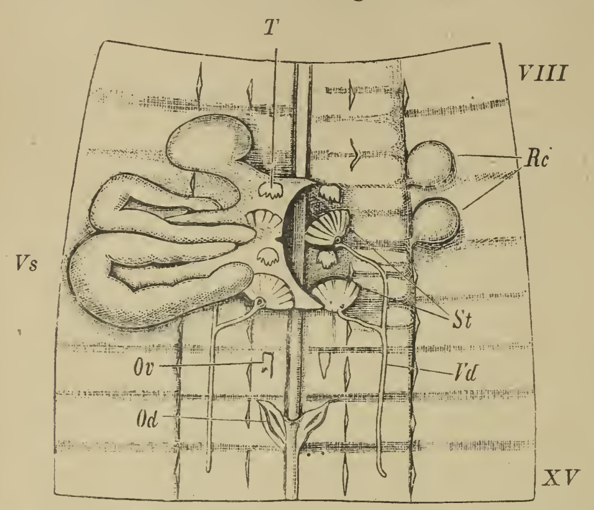


Fig. 435. Geschlechtsorgane von *Lumbricus* im IX. bis XV. Segmente (nach E. Hering).

T Hoden, *Vs* Samensäcke, *St* Samentrichter, *Vd* Vas deferens, *Ov* Ovarium, *Od* Oviduct, *Rc* Receptacula seminis.

Im Coelom fehlen die Dissepimente meist vollkommen bei *Aeolosoma,* dorsale Mesenterien stets, ebenso bis auf Reste die ventralen. Die epitheliale Bekleidung erscheint über den Darmgefäßen und anderen Gefäßen aus höheren, grünliche Körnchen enthaltenden Zellen, den sog. Chloragogenzellen, gebildet. Dorsale Coelomporen finden sich bei einer großen Zahl von Oligochaeten je eine in einem Metamer. Ein solcher Porus am Kopf (Kopfporus) besteht bei einigen im Wasser lebenden Formen.

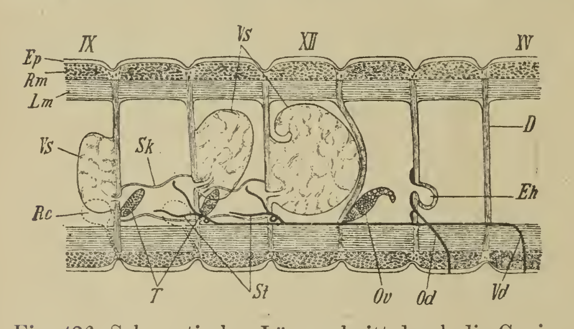


Fig. 436. Schematischer Längsschnitt durch die Genitalsegmente von *Lumbricus herculeus* (nach Hesse).

IX—XV 9.—15. Segment. *T* Hoden, *Ov* Ovarium, *St* Samentrichter, *Vs* Samensäcke, *Eh* Eiersack, *Rc* Receptaculum seminis, *Vd* Vas deferens, *Od* Oviduct, *Sk* Samenkapsel, *D* Dissepiment, *Ep* Epidermis, *Rm* Ring-, *Lm* Längsmuskelschichte.

Die Nephridien mit Wimpertrichter und häufig auch muskulöser Endblase treten in fast allen Körpersegmenten auf; sie fehlen stets in den Genitalsegmenten bei im Wasser lebenden Oligochaeten. Es finden sich in einem Segment entweder zwei größere oder eine Anzahl kleiner Nephridien (gewisse *Megascolecidae),* die auch durch ein durch mehrere Segmente sich erstreckendes Netzwerk von Kanälen verbunden sein können. Bei *Chaetogaster* fehlen die Wimpertrichter.

Die Oligochaeten sind Zwitter; ihre Eier setzen sie einzeln oder in größerer Zahl vereint in Kokons ab, welche vom Clitellum geliefert werden.

Die Genitalorgane (Fig. 435, 436) liegen in bestimmten Leibessegmenten, meist dem vorderen Körperende genähert, die männlichen stets weiter vorn als die weiblichen, und sind nach Form und Anordnung für die Systematik von hervorragender Bedeutung. Die in der Regel in ein oder zwei Paaren vorhandenen Hoden und Ovarien entleeren ihre Produkte in die Coelomhöhle, aus der sie durch besondere, nephridienähnliche Ausführungsgänge nach außen gelangen. In einigen Fällen sind es einfache Poren, durch welche die Eier entleert werden (*Aeolosoma* u. a.). Beim Regenwurm besteht der weibliche Geschlechtsapparat aus zwei im 13. Segmente (der Kopf, d. i. Kopflappen und Mundsegment als erstes Segment gezählt) gelegenen Ovarien und zwei Eileitern, welche mit Wimpertrichtern beginnen, mehrere Eier in einer Aussackung (Eiersack) bergen und ventral am 14. Segmente ausmünden. Außerdem finden sich im 9. und 10. Segmente zwei Paare von Samentaschen, welche in ebensoviel Öffnungen an der Grenze des 9. und 10. sowie 10. und 11. Segmentes münden und sich bei der Begattung mit Sperma füllen (Fig. 436). An den männlichen Geschlechtsorganen unterscheidet man zwei Paare von Hoden im 10. und 11. Segmente und die Samenleiter, welche je mit zwei Samentrichtern beginnen und sich im 15. Segmente nach außen öffnen. Hoden und Samentrichter sind von besonderen Membranen (Samenkapseln) umschlossen; die Räume dieser Samenkapseln setzen sich in Aussackungen der angrenzenden drei Dissepimente, die Samensäcke (Vesiculae seminales), fort, in denen die männlichen, losgelösten Geschlechtsprodukte aufbewahrt werden. Die Begattung beruht auf einer Wechselkreuzung und geschieht beim Regenwurm in den Monaten Juni und Juli über der Erde zur Nachtzeit. Die Würmer legen sich mit ihrer Bauchfläche aneinander, und zwar in entgegengesetzter Richtung so, daß die Öffnungen der Samentaschen des einen Wurmes dem Gürtel des anderen gegenüberstehen, und sind durch das Sekret des Sattels miteinander verbunden. Während der Begattung fließt Sperma aus den Öffnungen der Samenleiter aus, gelangt in einer Längsrinne (Samenrinne) bis zum Gürtel und von da in die Samentasche des anderen Wurmes.

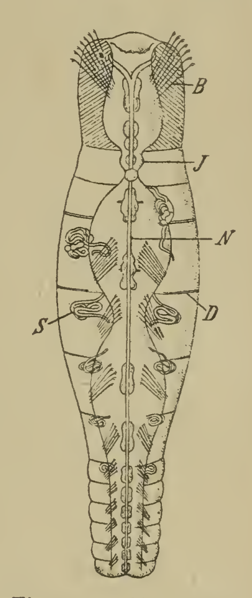


Fig. 437. *Chaetogaster diaphanus* (nach Vejdovský). $^6/_1$
B Borstenbündel, *D* Dissepimente, *J* Darm, *N* Bauchganglienkette, *S* Segmentalorgane.

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung findet sich bei *Naididen*, *Aeolosomatiden* und *Lumbriculiden* eine ungeschlechtliche durch Teilung. Auch besteht ein gewisser Wechsel zwischen gemmiparer und geschlechtlicher Fortpflanzung, indem jene im Frühjahre und Sommer, diese erst später im Herbste auftritt.

Die Eier werden in Kokons abgelegt. Die Embryonalentwicklung erfolgt direkt.

Wenige, wie z. B. *Chaetogaster limnaei, Branchiobdella,* leben parasitisch an Wassertieren, die übrigen frei, teils in feuchter Erde, teils im süßen Wasser, einzelne auch im Meere. Die in der Erde lebenden Formen sind durch ihre Wühltätigkeit zur Auflockerung des Erdreiches und zur Ermöglichung des Verwitterungsprozesses von größter Bedeutung. Einige Oligochaeten *(Lumbriciden, Claparedeilla)* ziehen sich unter ungünstigen Lebensverhältnissen (im Winter, bei Trockenheit) in die Tiefe zurück und umgeben sich mit einer Cyste.

Viele Oligochaeten zeichnen sich durch ein hohes Regenerationsvermögen aus.

Fam. *Aeolosomatidae.* Von geringer Größe, mit wenigen Metameren. Borsten in vier Bündeln, meist haarförmig. Dissepimente fehlen meist vollkommen. Kopflappen ventral bewimpert. Vermehren sich vorherrschend ungeschlechtlich. *Aeolosoma quaternarium* Ehrbg. Haut mit orangeroten Öldrüsen. In Süßwasser. Weit verbreitet.

Fam. *Naididae.* Kleine Formen mit zarter Haut. Borsten zu mehreren in Bündeln, ventral Hakenborsten. Dorsale Bündel manchmal fehlend. Blut farblos oder gelb. Pflanzen sich auch ungeschlechtlich fort. Im Süßwasser. *Chaetogaster diaphanus* Gruith (Fig. 437). *Ch. limnaei* C. Baer, schmarotzt an Süßwasserschnecken. *Nais elinguis* Müll. *Dero digitata* Müll. Mit Kiemen am Hinterende. Europa. *Stylaria lacustris* L. Kopflappen mit langer, fadenförmiger Spitze. Europa, Nordamerika.

Fam. *Tubificidae.* Borsten in vier Bündeln, ventrale Borsten einfach-spitzig oder gabelspitzig. Meist im Süßwasser, manche marin. Leben in Schlammröhren, aus denen das Hinterende stetig schlängelnd herausragt. *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. Europa. *Tubifex tubifex* Müll. (*rivulorum* Lm.). Europa, Nordamerika. *Psammoryctes barbatus* Gr. Europa.

Fam. *Lumbriculidae.* Acht einfachspitzige oder gabelspitzige Hakenborsten in zwei ventralen und zwei lateralen Paaren an einem Segment. Rückengefäß meist mit kontraktilen Blindgefäßen. Im Süßwasser. Einige pflanzen sich auch ungeschlechtlich fort. *Lumbriculus variegatus* Müll. Weit verbreitet. *Rhynchelmis limosella* Hoffmstr. Europa. *Claparedeilla* Vejd.

Fam. *Enchytraeidae.* Madenförmige Oligochaeten mit vier Reihen meist zu mehreren in fächerförmigen Bündeln angeordneter kurzer, häufig an der Spitze gebogener Borsten. Selten fehlen letztere. Sie leben in der Erde, im Süßwasser oder am Meeresstrande. *Lumbricillus lineatus* Müll. Am Meeresstrande und im Süßwasser. Nördl. Mitteleuropa. *Enchytraeus albidus* Henle, in Gartenerde, am Meeresstrande unter Steinen. Weit verbreitet. *Achaeta* Vejd. Borstenlos. In Erde und an Wurzeln von Pflanzen. Europa.

Hier schließt sich an die Fam. *Haplotaxidae. Haplotaxis gordioides* G. Hartm. (*Phreoryctes menkeanus* Hoffmstr.). In Sümpfen, Brunnen. Europa, Nordamerika.

Fam. *Discodrilidae.* Hirudineenartige, parasitische Oligochaeten. Körper nur aus wenigen Metameren bestehend, ohne Borsten, mit hinterem, ventralem Saugnapf. Schlund mit dorsaler und ventraler Kieferplatte. *Branchiobdella parasita* Braun. Lebt an den Kiemen und Abdomen des Flußkrebses.

Fam. *Megascolecidae.* Die S-förmig gebogenen, einfach-spitzigen Hakenborsten zu acht oder zu vielen und dann geschlossene oder dorsal und ventral unterbrochene Kränze bildend. Oesophagus meist mit einem oder einigen Muskelmagen. Leben meist in der Erde. *Acanthodrilus ungulatus* E. Perr. Neukaledonien. *Microscolex (Photodrilus) phosphoreus* Dug. Pigmentlos, im Leben phosphoreszierend. Südamerika, Europa. *Megascolex enormis* Fletch., Australien.

Fam. *Glossoscolecidae.* S-förmig gebogene, meist einfach-spitzige Hakenborsten zu acht an einem Segment. Rückenporen fehlen. Meist ein Muskelmagen. Geschlechtsborsten häufig vorhanden. Männliche Genitalöffnungen im Bereiche des Gürtels. Meist in der Erde, zum Teil im Süßwasser, einige am Meeresstrande. *Glossoscolex giganteus* F. S. Leuck. Bis 1·2 *m* lang. Brasilien. *Microchaetus microchaetus* Rapp. 1 *m* und mehr lang. Kapland. *Alma nilotica* Gr. Am Hinterkörper fingerförmige Kiemen. Ägypten. *Criodrilus lacuum* Hoffmstr. Im Süßwasser. Europa, Syrien.

Fam. *Lumbricidae.* Regenwürmer. S-förmig gebogene, einfach-spitzige Hakenborsten zu acht in einem Segment, in regelmäßigen Längslinien. Rückenporen vorhanden. Gürtel meist sattelförmig, mehr oder weniger weit hinter dem Segment der männlichen Genitalöffnungen beginnend. Häufig Geschlechtsborsten. Oesophagus mit Kalkdrüsen. Ein wohl entwickelter Muskelmagen. Meist in der Erde. *Eisenia (Allolobophora) foetida* Sav. Weit verbreitet. *Helodrilus smaragdinus* Rosa, Österreich. *Lumbricus rubellus* Hoffmstr. Weit verbreitet (Fig. 434). *L. terrestris* L. (*herculeus* Sav.), Europa, Nordamerika. *L. polyphemus* Fitz., Österreich.

III. Klasse. **Hirudinea. Blutegel.**[1])

Anneliden von meist abgeplattetem Körper mit durch sekundäre, kurze Ringelung verwischter äußerer Metamerie, mit Saugmund und hin-

[1]) Brandt und Ratzeburg, Medicin. Zoologie. 1829—1833. A. Moquin-Tandon, Monographie de la famille des Hirudinées. 2e édit. Paris 1846. A. W. Malm, Svenska Iglar. Göteborg 1860. R. Leuckart, Parasiten des Menschen. Bd. I, 2. Aufl. Leipzig 1886—1901. Van Beneden et Hesse, Recherches sur les Bdelloides ou Hirudinées et les Trématodes marins. 1863. Fr. Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864, u. Tafeln. Ch. Robin, Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées. Paris 1875. Ch. O. Whitman, The embryology of Clepsine. Quart. Journ. micr. sc. XVIII. 1878. A. G. Bourne, Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Ibid., XXIV. 1884. R. S. Bergh, Die Metamorphose von Aulastoma gulo. Arb. zool. Inst. Würzburg. VII. 1885. St. Apáthy, Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. Mitth. zool. Stat. Neapel, VIII. 1888. A. Oka, Beiträge zur Anatomie von Clepsine. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1894. Über das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Annot. Zool. Japon. IV. 1902. W. Duncan Mc Kim, Ueber den nephridialen Trichterapparat von Hirudo. Zeitschr. wiss. Zool. 1895. L. Johansson, Bidrag till kännedomen om Sveriges Ichthyobdellider. Upsala 1896. Zur Kenntnis der Herpobdelliden Deutschlands. Zool. Anz. 1910. E. S. Goodrich, On the Communication between the Coelom and the Vascular System in the Leech, Hirudo medicinalis. Quart. Journ. micr. sc. XLII. 1899. A. Kowalevsky, Étude biologique de l'Haementeria costata. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1900. W. E. Castle, The Metamerism of the Hirudinea. Proc. Americ. Acad. of Arts a. Sc. XXXV. Cambridge 1900. O. Bürger, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXII. 1902. R. Sukatschoff, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIII. 1903. N. Livanow, Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. Zool. Jahrb. XIX, XX. 1904. Acanthobdella peledina. Ibid., XXII. 1906. W. Selensky, Zur Kenntnis des Gefäßsystems der Piscicola. Zool. Anz. XXXI. 1906. R. Loeser, Beiträge zur Kenntnis der Wimperorgane (Wimpertrichter) der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCIII. 1909. W. Schleip, Die Furchung des Eies der Rüsselegel. Zool. Jahrb. XXXVII. 1914. Vgl. außerdem die Schriften von Rathke, Leydig, Bidder, Gratiolet, Graf, Hermann, Ray Lankester, Blanchard, Hesse, Bolsius, Bayer, Brandes u. a.

terer, ventraler Haftscheibe. Parapodien fehlen stets, Borsten in der Regel. Die Coelomhöhle durch mächtige Ausbildung der Muskulatur zu einem Kanalsystem umgewandelt. Hermaphroditen.

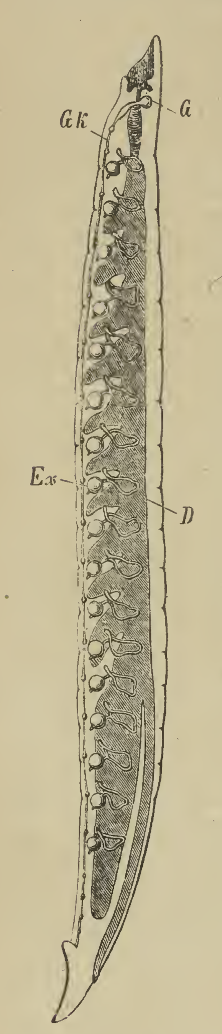


Fig. 438. Längsschnitt durch den Blutegel (nach R. Leuckart). *D* Darmkanal, *Ex* Nephridien, *G* Gehirn, *Gk* Ganglienkette.

Die Hirudineen schließen sich in jeder Hinsicht an die Oligochaeten an. Ihr Körper ist drehrund oder dorsoventral abgeflacht und besteht aus 34 (nach Livanow 32) vorn und hinten modifizierten Metameren, deren äußere Abgrenzung durch eine kurze Ringelung verwischt wird (Fig. 439). Die Ringel sind sekundäre Glieder der Haut, von denen meist drei oder fünf auf ein inneres Segment kommen. Als Hauptbefestigungsorgan fungiert eine große Haftscheibe am hinteren Leibesende, zu der noch eine zweite kleinere Sauggrube in der Umgebung des Mundes hinzukommt (Fig. 438). Fußstummel fehlen, Borsten mit seltenen Ausnahmen *(Acanthobdella);* auch kommt es niemals zur Bildung eines scharf gesonderten Kopfes, indem sich die vorderen Ringel von den nachfolgenden nicht wesentlich verschieden zeigen. Fühler und Cirren fehlen stets.

Unter dem drüsenreichen Hautepithel liegt eine mächtige, in reichliches Bindegewebe eingebettete Muskulatur, die sich aus einer äußeren Ring-, mittleren Diagonal- und inneren starken Längsmuskellage zusammensetzt. Dazu kommen dorsoventral verlaufende Fasern.

Das Nervensystem (Fig. 438, 440) besteht aus einem Cerebralganglion sowie einer ventralen Ganglienkette, an welcher das vorderste und letzte große Ganglion aus der Verschmelzung mehrerer Ganglien hervorgegangen sind. Ein unpaarer, mittlerer Längsstrang (Faivre, Leydig), der zwischen den beiden Hälften des Bauchstranges von Ganglion zu Ganglion zieht, entspricht höchst wahrscheinlich dem unpaaren, zwischen zwei Ganglien verlaufenden Nervenstamme, welchen Newport bei den Insekten entdeckte. Daneben kennt man ein Eingeweidenervensystem, das aus einem über und neben der Ganglienkette verlaufenden Magendarmnerven besteht, der vom Gehirn entspringt und mit seinen Ästen die Blindsäcke des Magendarmes versorgt. Drei Ganglienknötchen, welche bei dem gemeinen Blutegel vor dem Gehirn liegen und ihre Nervenplexus an Kiefermuskeln und Schlund senden, stehen vielleicht der Schluckbewegung vor.

Von Sinnesorganen finden sich segmental angeordnete Sinnespapillen sowie Augen, welche an der Dorsalseite der vorderen Körperregion auf-

treten (Fig. 439). Beim medizinischen Blutegel sind sie in Zehnzahl vorhanden (vgl. pag. 157, Fig. 121).

Die Mundöffnung liegt in der Nähe des vorderen Körperendes, bald in der Tiefe eines vorderen Saugnapfes *(Rhynchobdellae)*, bald von einem vorspringenden, löffelförmigen, saugnapfähnlichen Kopfschirm überragt *(Gnathobdellae)* (Fig. 438). Sie führt in einen muskulösen Pharynx, der entweder in seiner vorderen, als Mundhöhle zu bezeichnenden Partie drei mit Zähnchen besetzte oder zahnlose Längswülste, sog. Kiefer *(Gnathobdellae)* (Fig. 441), aufweist, oder einen vorstülpbaren, in seinem vorderen Abschnitte freiliegenden Rüssel enthält *(Rhynchobdellae)*. Am Rande der Kiefer zwischen den Zähnchen, bezw. an der Rüsselspitze münden Speicheldrüsen. Der auf den Schlund folgende Magendarm liegt als geradgestrecktes Rohr in der Achse des Leibes und zeigt sich bald nach den einzelnen Segmenten eingeschnürt, bald in eine größere oder geringere Zahl paariger Blindsäcke erweitert, von denen der letzte weit nach hinten reicht; er führt in einen zuweilen ebenfalls mit Aussackungen versehenen Chylusdarm, welcher dorsal von der hinteren Sauggrube durch einen kurzen Afterdarm nach außen mündet. Ein, bezw. zwei überzählige Darmöffnungen sind bei *Trematobdella perspicax* und einer *Herpobdella* aus Sumatra beobachtet.

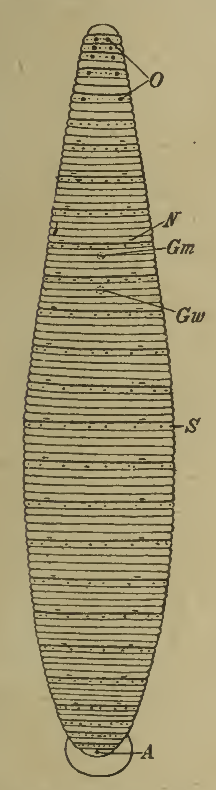


Fig. 439. *Hirudo medicinalis*, Dorsalansicht mit Einzeichnung der Metamerie (aus Leuckart). 1/1

A After, *Gm* männliche, *Gw* weibliche Genitalöffnung, *N* ventrale Ausmündungen der Nephridien, *O* Augen, *S* Sinnespapillen.

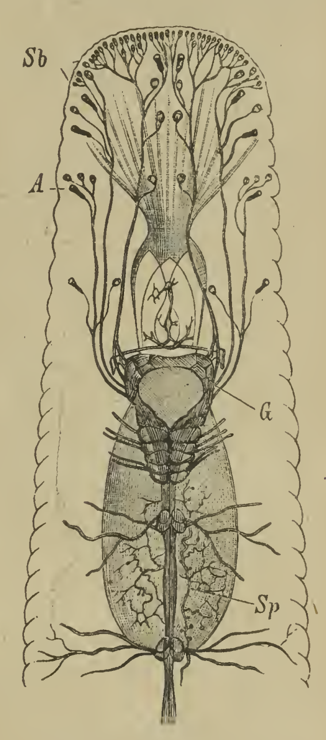


Fig. 440. Vorderende von *Hirudo* (nach Leydig).

A Augen, *G* Gehirn nebst der suboesophagealen Ganglienmasse, *Sb* Sinnespapillen, *Sp* Magendarmnerv.

Ein Blutgefäßsystem findet sich bei den *Rhynchobdellen*. Es ist vollständig geschlossen und besteht aus einem Rückengefäß (mit Klappen. Bildungsstätten der Blutkörperchen) und dem Bauchgefäß, die vorn und hinten durch Schlingen verbunden sind. Außerdem hängt das Rückengefäß mit einem den Chylusdarm umgebenden Blutsinus zusammen. Den *Gnatho-*

bdellen fehlt das Gefäßsystem. Besondere *Respirationsorgane* finden sich bei *Branchellion* als blattförmige Seitenanhänge.

Die Coelomhöhle zeigt in ihrer Ausbildung bei *Acanthobdella* weitgehende Übereinstimmung mit jener der Oligochaeten, wogegen sie bei den übrigen Hirudineen (Fig. 442) infolge mächtiger Entwicklung der Muskulatur und des Bindegewebes auf ein Lakunensystem verengt ist, an dem auch kontraktile Abschnitte vorhanden sein können. Bei *Glossosiphonia (Clepsine)* unterscheidet man eine Anzahl Längslakunen, und zwar eine den Darm, die Gefäße, das Nervensystem sowie die Genitalorgane umfassende, durch Septa geteilte Medianlakune, die streckenweise in eine Dorsal- und Ventrallakune getrennt ist, sowie zwei Seitenlakunen, von denen ringförmige hypodermale Lakunen ausgehen. Alle diese Lakunen sind segmentweise durch ein Netz von weiteren Lakunen verbunden. Im Lakunensystem findet sich ein epithelialer Wandbelag, im Innern eine Flüssigkeit (Coelomflüssigkeit) mit Zellen, die von den Epithelzellen des Wandbelages abstammen. Bei den *Piscicoliden* sind die Seitenlakunen kontraktil und es finden sich an den seitlichen Kommunikationslakunen pulsierende, an den Seitenrändern des Körpers vorspringende Bläschen (Fig. 445). Hypodermale Lakunen fehlen zuweilen *(Piscicola).* Bei den Gnathobdellen *(Hirudo)* kommen die gleichen vier Längslakunen vor, doch sind sie enger; auch ist das verbindende Lakunennetz ein viel reicheres und bildet ein förmliches Kapillarsystem. Dieses hochentwickelte Coelomkanalsystem führt eine rotgefärbte Flüssigkeit und vertritt zugleich das hier rückgebildete Blutgefäßsystem. In der Umgebung des Darmes bilden die Lakunen mit Chloragogenzellen ausgekleidete Aussackungen (sog. Bothryoidalgewebe).

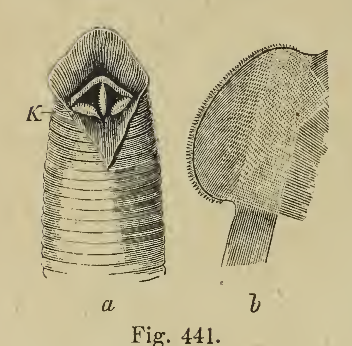


Fig. 441.
a Kopfende des Blutegels mit aufgeschnittener Mundhöhle. *K* die drei Kieferplatten. *b* Kieferplatte, (nach R. Leuckart) vergr.

Als Nephridien (Fig. 438) fungieren schleifenförmige Kanäle, von denen die Segmente der mittleren Körperregion je ein Paar enthalten und die Kieferegel meist siebzehn Paare besitzen. Bei einigen *Piscicoliden* sind die Nephridien desselben Segmentes untereinander und mit jenen der benachbarten Segmente netzartig verbunden. Die Ausmündung erfolgt mittels einer Blase. Ein Wimperorgan (wohl homolog dem Wimpertrichter der Nephridien), an das sich bei *Glossosiphonia* eine geschlossene Kapsel anschließt, mündet hier in die Ventrallakune (Fig. 442); bei den *Gnathobdellen* ist es in einer besonderen mit der Ventrallakune kommunizierenden Lakunenampulle (Perinephrostomialsinus) eingeschlossen, die bei *Hirudo* in den Hodensegmenten den Hodenbläschen anliegt. Eine Kommunikation des Wimperorganes mit den Nephridien wird vermißt.

Die Hirudineen sind Zwitter. Männliche und weibliche Geschlechtswerkzeuge münden in der Medianlinie des Vorderleibes hintereinander, und zwar liegt die männliche Geschlechtsöffnung vor der weiblichen (Fig. 439). Die Hoden erstrecken sich durch mehrere aufeinanderfolgende Segmente (Fig. 443) und bestehen bei *Hirudo* aus neun bis zehn Paaren von Hodenbläschen, die jederseits mittels eines Samenleiters verbunden sind. Jeder Samenleiter geht in einen knäuelförmigen, breiteren, nebenhodenartigen Abschnitt (Samenblase) über und setzt sich an seinem Vorderende in einen Ductus ejaculatorius fort, welcher sich mit dem an der anderen Seite zu einem unpaaren Begattungsapparat vereinigt. Dieser steht mit einer Prostatadrüse in Verbindung und ist entweder ein zweihörniger Sack *(Herpobdella, Rhynchobdellae)* oder ein fadenförmiger Penis, der aus einem knieförmig gebogenen Muskelsacke vorgestülpt wird (meiste *Gnathobdellae).* Der weibliche Geschlechtsapparat besteht bei den *Rhynchobdellae* aus zwei langen, schlauchförmigen Ovarien mit gemeinsamer Ausführungsöffnung, bei den *Gnathobdellae* aus zwei kurzen, sackförmigen Ovarien, zwei Oviducten, einem gemeinsamen, von einer Eiweißdrüse umgebenen Eiergang und einer sackförmig erweiterten Scheide mit der Genitalöffnung.

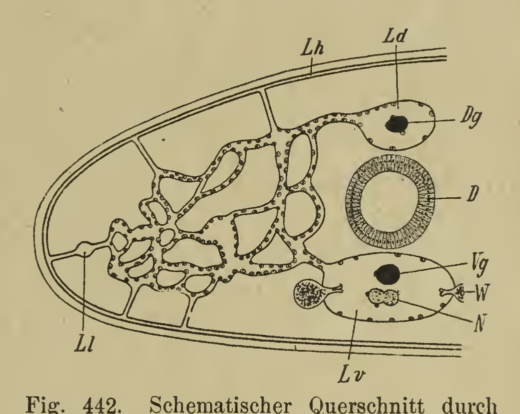


Fig. 442. Schematischer Querschnitt durch *Glossosiphonia*, um die Ausbildung des Coeloms zu zeigen (nach A. Kowalevsky).

Ld Dorsal-, *Lv* Ventral-, *Ll* Laterallakune des Coeloms, durch ein Lakunennetz verbunden, *Lh* Hypodermallakune. *Dg* Dorsal-, *Vg* Ventralgefäß, *D* Darm, *N* Bauchstrang des Nervensystems, *W* Wimperorgan (Wimpertrichter).

Die Begattung erfolgt entweder durch Einführung des Begattungsapparates in die Scheide (meiste *Gnathobdellae*); oder es wird *(Herpobdella, Rhynchobdellae)* in dem zweihörnigen Endteile des männlichen Genitalganges ein chitiniger, kanülenartiger Kopulationsapparat (sog. Spermatophore) ausgeschieden, welcher an der Haut des zweiten Individuums eingepflanzt wird; das Sperma, durch denselben in die Leibeshöhle des anderen Individuums ejaculiert, dringt von hier in die Ovarien ein. Bei der Eiablage suchen die Tiere geeignete Stellen an Steinen und Pflanzen auf oder verlassen das Wasser und wühlen sich, wie der medizinische Blutegel, in feuchter Erde ein. Die Genitalringe erscheinen zu dieser Zeit zum Sattel aufgetrieben infolge der reichen Entwicklung besonderer Hautdrüsen (Chitindrüsen). Während der Eiablage heftet sich der Blutegel mittels seiner Bauchscheibe fest und umhüllt seinen Vorderleib unter den mannigfaltigsten Drehungen mit einer schleimigen Masse, welche die Genitalringe gürtelförmig überdeckt und allmählich zu einer festeren Hülle erstarrt. Schließlich tritt eine Anzahl kleiner Eier nebst einer ansehn-

lichen Menge von Eiweiß aus und der Wurm zieht sein Kopfende aus der nun gefüllten, tonnenförmigen Hülse heraus, die sich nach ihrer Abstreifung durch Verengerung der endständigen Öffnungen zu einem ziemlich vollständig geschlossenen Kokon (Fig. 444) zusammenzieht und in die Erde versenkt wird. Sonst wird der Kokon an fremden Körpern im Wasser befestigt, seltener (einige *Glossosiphonien*) an der Bauchfläche mitgetragen. So klein auch die Eier sind, die in niemals bedeutender Zahl in den Kokons abgesetzt werden, so besitzen doch die jungen Blutegel beim Verlassen des Kokons eine ansehnliche Größe, die Jungen des medizinischen Blutegels z. B. eine Länge von zirka 17 *mm*, und haben bereits im wesentlichen bis auf die mangelnde Geschlechtsreife die Organisation der ausgewachsenen Tiere. Nur die *Glossosiphonien* werden sehr frühzeitig geboren und differieren von den Geschlechtstieren. Mit einfachem Darme und ohne hintere Saugscheibe leben sie längere Zeit an der Bauchfläche des Muttertieres angeheftet und erreichen erst hier ihre definitive Organisation.

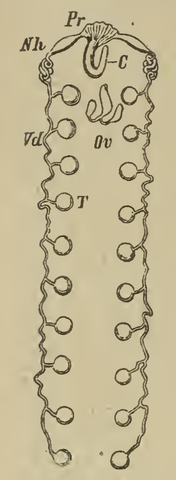


Fig. 443. Geschlechtsapparat des Blutegels.
T Hoden. *Vd* Vas deferens, *Nh* Vesicula seminalis, *Pr* Prostata, *C* Cirrussack, *Ov* Ovarien nebst Scheide.

Während die Rüsselegel auf weit vorgeschrittenem Entwicklungsstadium die Eihülle verlassen, schlüpfen die Gnathobdellen sehr frühzeitig als Larven aus und gelangen in das im Kokon enthaltene Eiweiß, von dem sie sich ernähren. Für die Gnathobdellen ist auch die Ausbildung einer provisorischen Larvenhaut eigentümlich, unter der durch sog. Kopf- und Rumpfkeime (ähnlich wie bei der Desorschen Larve der Nemertinen) die definitive Körperwand sich anlegt.

Die Blutegel leben großenteils im Wasser oder, wenn auch nur zeitweise, in feuchter Erde. Sie bewegen sich teils spannerartig kriechend mit Hilfe der Haftscheiben, teils schwimmend unter lebhaften Schlängelungen des meist abgeflachten Körpers. Viele nähren sich parasitisch an der Haut von Wasserbewohnern, z. B. an Fischen, die meisten aber sind nur gelegentliche Schmarotzer an der äußeren Haut von Warmblütern. Einzelne Formen sind Raubtiere, welche, wie *Haemopis sanguisuga,* Schnecken und Regenwürmer verzehren oder, wie die *Glossosiphonien,* Schnecken aussaugen. Auch scheint die Nahrung keineswegs überall auf eine bestimmte Tiergattung beschränkt, auch nicht in jedem Lebensalter gleich. Der medizinische Blutegel nährt sich z. B. in der Jugendzeit von Insektenblut, dann vom Blut der Frösche, und erst später wird ihm zur vollen Geschlechtsreife der Genuß eines warmen Blutes notwendig.

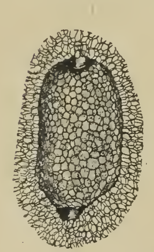


Fig. 444. Kokon von *Hirudo medicinalis,* median durchschnitten (Original). $^2/_1$

1. Unterordnung. *Rhynchobdellae,* Rüsselegel. Schlund mit vorstreckbarem Rüssel.

Fam. *Acanthobdellidae.* Körper mehr spindelförmig, vorn zugespitzt ohne Haftscheibe, dagegen mit Hakenborsten in den vordersten fünf Segmenten. Rüssel kurz. *Acanthobdella peledina* Gr. An Fischen. Jenissei.

Fam. *Piscicolidae,* Fischegel. Körper langgestreckt. Mittelkörpersegment mit mehr als drei Ringeln. Mundsaugnapf stark abgesetzt. Die elf ersten Segmente des Hinterkörpers mit Seitenbläschen (Fig. 445). *Piscicola geometra* L. *Cystobranchus respirans* Trosch. Seitenbläschen groß (Fig. 445). Beide auf Süßwasserfischen. Europa. *Pontobdella muricata* L. Auf Rochen. Mittelmeer, Nordsee. *Branchellion torpedinis* Sav. Mit blattförmigen Seitenanhängen. Auf dem Zitterrochen. Mittelmeer. Atlant. Oz.

Fam. *Glossosiphoniidae,* Plattegel. Körper abgeflacht. Mittelkörpersegment mit drei Ringeln. Mundsaugnapf meist nicht abgesetzt. Seitenbläschen fehlen. *Hemiclepsis marginata* Müll. *Protoclepsis tessellata* Müll. *Glossosiphonia (Clepsine) complanata* L. (*sexoculata* Bergm.). *Helobdella stagnalis* L. (*bioculata* Bergm.). Beide saugen Schnecken und Würmer aus. Süßwasser, Mitteleuropa. *Haementeria ghilianii* Fil., Amazonenström. *H. officinalis* Fil. (*mexicana* Fil.), in den Gewässern von Mexiko, nach Art des Blutegels zu medizinischen Zwecken benützt. *Placobdella catenigera* M.-Td. (*Haementeria costata* Fr. Müll.). Auf der Sumpfschildkröte. Europa.

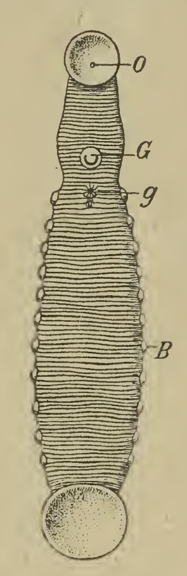


Fig. 445. *Cystobranchus respirans*, Ventralansicht (Original). 2/1

B Seitenbläschen, *G* männliche, *g* weibliche Genitalöffnung, *O* Mund.

2. Unterordnung. *Gnathobdellae,* Kieferegel. Ohne Rüssel, im Schlunde drei bezahnte oder unbezahnte Längswülste (Kiefer). Mundsaugnapf nicht abgesetzt. Mittelkörpersegment mit fünf Ringeln.

Fam. *Hirudinidae.* Körper wenig abgeflacht, stark zusammenziehbar. Kiefer mit Zähnen, nach Art einer Kreissäge wirkend. Mit fünf Augenpaaren. *Haemopis sanguisuga* Bergm. (*vorax* M.-Td., *Aulastomum gulo* M.-Td.), Pferdeegel. Mit wenigen gröberen Zähnen an den Kiefern. In Europa und Nordafrika. Lebt von Regenwürmern und Weichtieren. Beißt sich im Schlunde von Pferden, Rindern, auch des Menschen fest. *Hirudo medicinalis* L. Gemeiner Blutegel mit der als *H. officinalis* unterschiedenen Varietät. Mit 102 Ringeln, von denen vier auf den löffelförmigen Kopfschirm fallen. Die drei vorderen Ringel sowie das fünfte und achte tragen die fünf Augenpaare (Fig. 439). Kiefer mit 80—90 feinen Zähnen, geeignet, eine leicht vernarbende Wunde in die äußere Haut des Menschen zu schlagen. Magen mit elf Paaren von Seitentaschen. Männliche Genitalöffnung zwischen 30. und 31., weibliche zwischen 35. und 36. Ringel. Die Kokons (Fig. 444) werden in feuchter Erde abgesetzt. Früher in Deutschland verbreitet, jetzt noch häufig in Ungarn und in Frankreich, wird in Blutegelteichen gezüchtet und braucht drei Jahre bis zum Eintritt der Geschlechtsreife. *H. troctina* Johnst. Drachenegel, Algier, Spanien, auch zu medizinischen Zwecken benützt. *Limnatis nilotica* Sav. Algier, Ägypten, Syrien. *L. mysomelas* Vir. Senegambien. *L. granulosa* Sav. Indien. *L. (Hirudinaria) javanica* Wahlb. Java, alle drei zu medizinischen Zwecken benutzt. *Haemadipsa ceylonica* Bl. Landblutegel, Ceylon. *Xerobdella lecomtei* Frfld. Landblutegel. Österreich.

Fam. *Herpobdellidae.* Körper schmal. Mit vier Augenpaaren. Im Schlunde drei Längswülste ohne Zähne. *Herpobdella (Nephelis) octoculata* L. (*atomaria* Carena). *H. (Dina) lineata* Müll. Ernähren sich von kleinen Wassertieren. Europa. *Dina absoloni* L. Joh. Wahrscheinlich blind. In unterirdischen Höhlengewässern. Herzegowina. Hier schließt sich an *Trematobdella perspicax* L. Joh. Mit rudimentären Zähnen. Weißer Nil.

IV. Klasse. **Echiuroidea (Gephyrea chaetifera).**[1])

Anneliden von walzenförmigem Körper mit mehr oder weniger geschwundener Metamerie, mit rüsselartig verlängertem Prostomium, stets mit zwei starken ventralen Hakenborsten am Vorderende des Rumpfes.

Die *Echiuroideen* besitzen einen walzenförmigen Körper, an dessen Vorderende das Prostomium (Kopflappen) als ventralwärts rinnenförmiger und bewimperter, langer Anhang vorsteht, während das Metastomium mit dem Rumpfe vereinigt erscheint (Fig. 446). Die in den Larvenstadien vorhandene Anlage von Rumpfmetameren ist beim ausgebildeten Tiere nur mehr zuweilen in der Anordnung der Körperpapillen sowie mehrfachen Wiederholung der Nephridien nachweisbar. Im übrigen ist die Metamerie geschwunden und die angelegten Dissepimente werden rückgebildet, so daß im Rumpfe ein einheitlicher Coelomraum vorhanden ist.

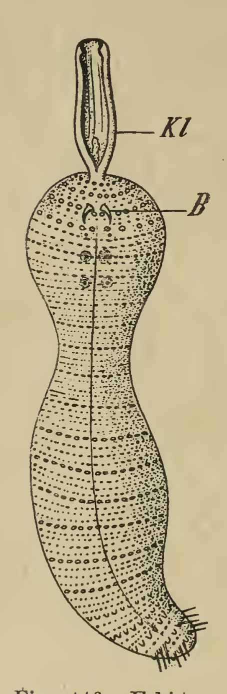


Fig. 446. *Echiurus echiurus (pallasi).* Ventralansicht (nach Greeff). *Kl* rüsselartiger Kopflappen, *B* die vorderen Hakenborsten, dahinter die zwei Paare von Nephridialporen. ca. 1/2

Die von einer Cuticula überdeckte Haut besteht aus einem Epithel mit eingestreuten Drüsen, dem Bindegewebe und dem Hautmuskelschlauche, der sich aus einer äußeren Schichte von Ringmuskeln, einer darunter folgenden Längsmuskel- und inneren Schrägmuskelschichte zusammensetzt. Stets finden sich an der Ventralseite entsprechend dem ersten larvalen Rumpfsegmente zwei große Hakenborsten, zu denen noch ein oder zwei Borstenkränze *(Echiurus)* am Hinterende hinzukommen können.

Am hinteren Ende des rüsselförmigen Kopflappens liegt ventral der Mund. Er führt in einen langen, vielfach gewundenen, durch zahlreiche muskulöse Fäden an der Leibeswand aufgehängten Darm (Fig. 447), an dem ein Schlundabschnitt, ein langer Mitteldarm und der Enddarm zu unterscheiden sind; letzterer mündet in einer endständigen Kloake. Längs des Mitteldarmes findet sich ventral ein an seinen beiden Enden mit demselben kommunizierender Nebendarm.

Das Gefäßsystem ist geschlossen und besteht aus einem über dem Schlunde verlaufenden Rückengefäß, welches hinten aus einem kurzen,

[1]) Quatrefages, Mémoires sur l'Echiure. Ann. scienc. nat. 1847. Lacaze-Duthiers, Recherches sur la Bonellie. Ibid. 1858. R. Greeff, Die Echiuren. Nova Acta. Bd. XLI, 1879. B. Hatschek, Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus etc. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. III. 1880. J. W. Spengel, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. Mitth. zool. Stat. Neapel. I. 1879. Zeitschrift f. wiss. Zool. XXXIV. 1880 und CI. 1912. M. Rietsch, Étude sur les Géphyriens armés ou Échiuriens. Recueil zool. Suisse. III. 1886. H. W. Conn, Life History of Thalassema. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. III, 1886. J. C. Torrey, The early Embryology of Thalassema

den Vorderabschnitt des Mitteldarmes umgebenden Blutsinus entspringt. Vorn geht es im Kopflappen durch zwei Schlingen in ein Bauchgefäß über, das einerseits in der Höhe des Darmblutsinus mit letzterem durch eine Gefäßanastomose kommuniziert, andererseits sich über dem Bauchnervenstrange bis an das Hinterende des Körpers fortsetzt, wo es blind endigt. Das gegen die Kopfhöhle durch ein Diaphragma (vielleicht ein Dissepiment) abgegrenzte Coelom wird von einem Peritoneum ausgekleidet und ist von einer zellenführenden Flüssigkeit erfüllt.

Am Nervensystem läßt sich ein im Kopflappen gelegener Schlundring und der durch den Rumpf sich erstreckende Bauchstrang unterscheiden. Von Sinnesorganen kennt man über die Haut verbreitete Tastpapillen.

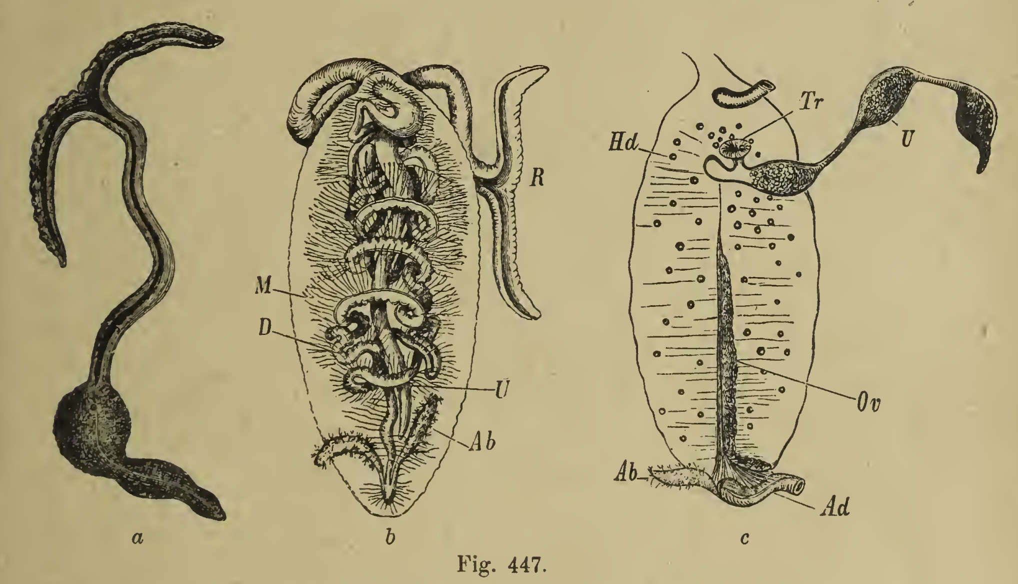


Fig. 447.

a Weibchen von *Bonellia viridis*. $^1/_1$ — *b* Anatomie desselben. *D* Darm, *M* Mesenterium, *U* Uterus (Nephridium). *R* Kopflappen, *Ab* Analschläuche. — *c* Haut und Geschlechtsorgane nach Entfernung des Darmes. *Hd* Hautdrüsen, *Ad* Afterdarm, *Ov* Ovarium, *Tr* Wimpertrichter des Uterus *(U)* (nach Lacaze-Duthiers).

Nephridien finden sich in einem bis drei, seltener mehr *(Thalassema)* metamer angeordneten Paaren im vorderen Rumpfabschnitte. Sie beginnen mit einem Wimpertrichter und fungieren zugleich als Ausleitungswege der Genitalprodukte. Ihre Ausmündung liegt ventral. Bei *Bonellia* (Fig. 447) ist bloß ein unpaares solches Nephridium vorhanden, dagegen sind die Nephridien bei *Thalassema taenioides* auf 200—400 vermehrt. Außerdem

---

mellita. Ann. New York Acad. of sc. XIV. 1903. J. Ikeda, On three new and remarkable Species of Echiuroids. Journ. Coll. of Science. Tokyo. XXI. 1907. W. Salensky, Morphogenetische Studien an Würmern. I. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1905. Über die Metamorphose des Echiurus. Bull. Acad. St. Petersburg. 1908. F. Baltzer, Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1912. Vgl. überdies die Abhandlungen von Danielssen et Koren, Kowalevsky, Shipley u. a.

sind bei den Echiuroideen im hinteren Körperabschnitte zwei mit zahlreichen Wimpertrichtern ausgestattete schlauchförmige Nephridien (sog. Analschläuche) zu finden, deren Ausmündung gemeinsam mit dem Enddarm in die Kloake erfolgt.

Die Echiuroideen sind getrennten Geschlechts. Die Keimdrüse bildet einen unpaaren Wulst am Peritoneum im hinteren Rumpfabschnitte oberhalb des Bauchgefäßes. Die Keimprodukte gelangen in die Coelomhöhle und werden durch die ventralen Nephridien, die als Uterus, bezw. als

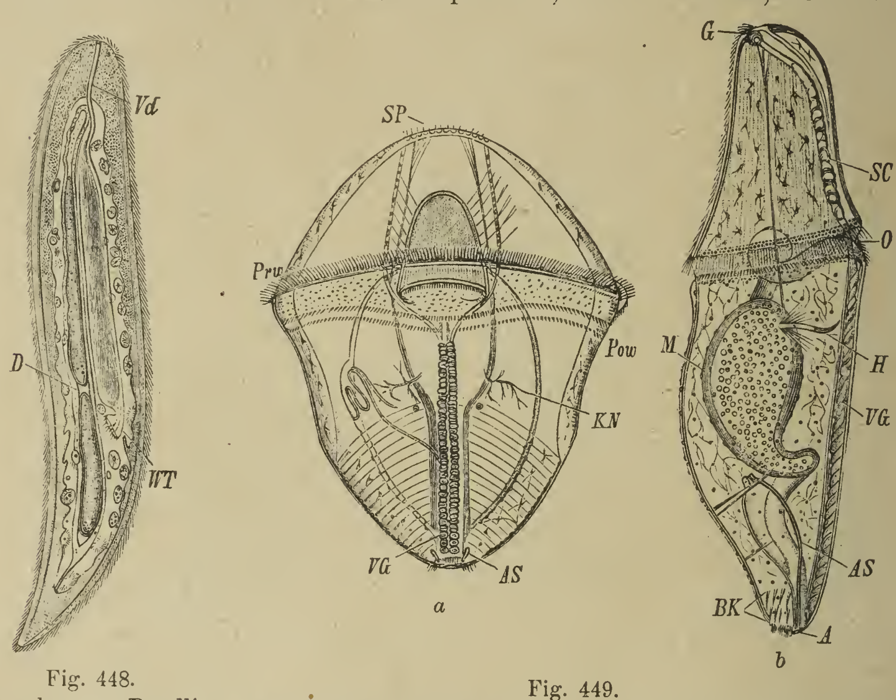


Fig. 448.
Männchen von *Bonellia* (nach Spengel).
D Darm, *WT* Wimpertrichter des mit Sperma gefüllten Samenschlauches (*Vd*). $^{49}/_{1}$

Fig. 449.
a Metatrochophora von *Echiurus*, Ventralansicht. $^{27}/_{1}$ *b* Ältere Larve, Seitenansicht (nach Hatschek). $^{20}/_{1}$ *Sp* Scheitelplatte, Anlage des Cerebralringes (*G*), *VG* Bauchnervenstrang, *Prw* präoraler, *Pow* postoraler Wimperkranz, *KN* Kopfniere (Pronephridium), *AS* Analschläuche, *SC* Schlundkommissur, *O* Mund, *M* Darm, *H* Bauchhaken, *BK* hintere Borstenkränze, *A* After.

Samenblasen fungieren, ausgeführt. Bei *Bonellia* besteht ein auffälliger Dimorphismus der Geschlechter. Die Männchen (Fig. 448) sind sehr klein, turbellarienähnlich, ihr Darm ist ein geschlossener Schlauch, Analblasen fehlen. Die Männchen halten sich im Eileiter des Weibchens auf.

Die Entwicklung ist eine Metamorphose, in welcher die für die Anneliden charakteristische Trochophoralarve (Fig. 449) auftritt. Bei *Echiurus* kommt ein Mesodermstreifen zur Ausbildung, welcher sich in 15 Coelomsäcke gliedert (Fig. 208 *b*). In späteren Stadien schwinden die Dissepimente. Das Prostomium streckt sich rüsselförmig in die Länge. Aus der Embryonalentwicklung sowie dem Vorkommen von Borsten geht die nahe Verwandtschaft der Echiuroidea mit den Chaetopoden hervor.

Alle Echiuroideen sind Meeresbewohner, sie leben im Sand und Schlamm oder in Felslöchern. Die Nahrungsaufnahme erfolgt durch den rüsselförmigen Kopflappen.

Fam. *Echiuridae.* Mit den Charakteren der Gruppe. *Echiurus echiurus* Pall. (*pallasi* Guér.). Nordatlant. und Nordpaz. Oz. (Fig. 446). *Thalassema gigas* M. Müll. Mittelmeer. *T. taenioides* J. Ikeda. Küsten von Japan. *Bonellia viridis* Rol. Kopflappen des Weibchens sehr lang, am Ende gabelig geteilt (Fig. 447). Männchen (Fig. 448) turbellarienähnlich. Atlant. Oz., Mittelmeer.

V. Klasse. **Sipunculoidea (Gephyrea achaeta).**[1]

Den Anneliden ähnlich gebaute Würmer von walzenförmiger Gestalt, ohne nachweisbare Metamerie, mit Bauchnervenstrang. Vorderkörper rüsselartig einstülpbar. Prostomium rückgebildet. Mundöffnung vorderständig, zuweilen von Tentakeln umstellt.

Die *Sipunculoideen,* früher mit den Echiuroideen in eine Gruppe *Gephyrea* vereinigt, weichen in so zahlreichen Punkten ihres Baues von den Echiuroideen ab, daß ihre Trennung von letzteren notwendig erscheint. Eine Metamerie ist beim ausgebildeten Tier nicht nachweisbar. (Nach Angabe Geroulds sollen aber bei *Phascolosoma* in der Entwicklung vier Mesodermsegmente vorübergehend vorhanden sein.) Der Anschluß an die Anneliden wird vornehmlich durch das Vorhandensein eines längs der ganzen Ventralseite sich erstreckenden Bauchnervenstranges begründet. Doch muß mit Rücksicht auf den Mangel der Metamerie die strangartige Ausbildung des Bauchnervensystems als mit dem Bauchstrang der Anneliden analoge Formentwicklung des Bauchnervensystems angesehen werden.

In den *Sipunculoideen* handelt es sich wohl um eingliedrige Wurmformen, die allen übrigen Anneliden schärfer gegenüberstehen.

Der Körper der Sipunculoideen ist walzenförmig, unsegmentiert und sein vorderer engerer Teil nach Art eines Rüssels einstülpbar. Das Prostomium erscheint reduziert, infolge davon die Mundöffnung am Vorderende des Körpers gelegen (Fig. 450). Borsten fehlen.

---

[1]) W. Keferstein, Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Sipunculiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XV. 1865. H. Théel, Recherches sur le Phascolion strombi. Svensk. Akad. Handl. 1875. Northern and arctic Invertebrates in the Collection of the Swedish State Museum. I. II. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1904, 1906. B. Hatschek, Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus. Arb. zool. Inst. Wien. V. 1883. E. Selenka, Die Sipunculiden, 1883. W. Apel, Beitrag zur Anatomie und Histologie des Priapulus caudatus (Lam.) und Halicryptus spinulosus (v. Sieb.). Zeitschr. f. wiss. Zool., XLII. 1885. H. B. Ward, On some Points in the Anatomy and Histology of Sipunculus nudus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Cambridge 1891. S. Metalnikoff, Sipunculus nudus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVIII. 1900. H. v. Mack, Das Centralnervensystem von Sipunculus nudus. Arb. zool. Inst. Wien. XIII. 1902. J. H. Gerould, The Development of Phascolosoma. Zool. Jahrb. XXIII. 1906. Vgl. ferner die Arbeiten von Ehlers, Schauinsland, Sluiter, Baird, Koren og Danielssen, Spengel, Hammarsten u. a.

Die Haut ist papillös oder gerunzelt und wird von einer dicken, zuweilen stellenweise zu Schildern und Haken ausgebildeten Cuticula bedeckt. Unter dem drüsenreichen Hautepithel folgt eine bindegewebige Cutis sowie die dicke, in Bündeln angeordnete Muskulatur, welche sich aus äußeren Ring-, mittleren Schräg- und inneren Längsmuskeln zusammensetzt. Zu innerst folgt die peritoneale Bekleidung des Coeloms.

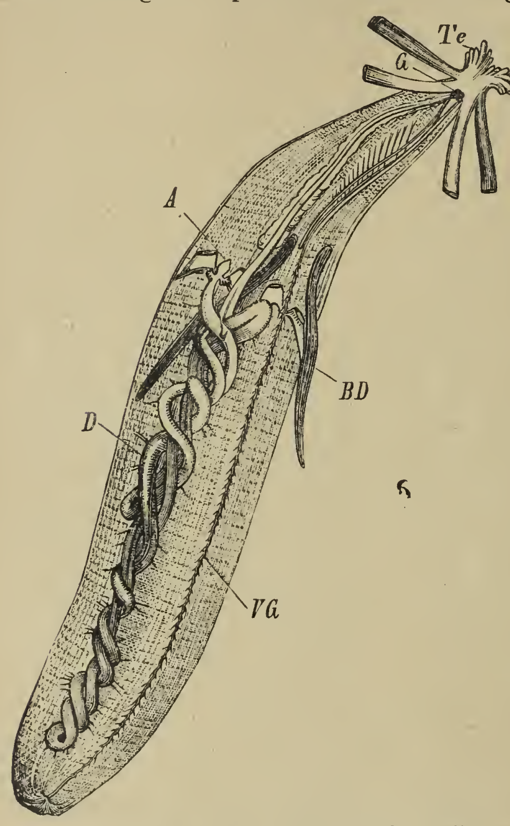


Fig. 450. *Sipunculus nudus* seitlich geöffnet (nach W. Keferstein). ca. 1/2
Te Tentakeln, *G* Gehirn, *VG* Bauchstrang, *D* Darm, *A* After, *BD* Nephridien (Bauchdrüsen).

Der vordere, durch vier Retractoren einstülpbare Teil des Körpers zeigt eine papillöse Oberfläche oder ist mit Haken besetzt. Er trägt am Vorderende den Mund, der bei den *Sipunculiden* von bewimperten Tentakeln umstellt ist. Dieser führt in einen Schlund und den langen Mitteldarm, welcher eine spiralig zusammengedrehte Schleife bildet und mittels eines kurzen Enddarmes dorsal an der Basis des einstülpbaren Vorderkörpers im After ausmündet. Am Enddarm gelegene „büschelförmige Anhänge“ (sog. Analdrüsen) einiger *Sipunculiden* sind Aussackungen des zwischen Darmepithel und Coelomwand gelegenen Sinus (Blutsinus). Der Darm liegt mittels Fäden im Coelom befestigt. Bei den *Priapuliden* beschreibt der Darm keine Windungen und mündet am Hinterende; auch erscheint hier der Schlund zu einem muskulösen Schlundkopf mit Zähnen und Papillen umgestaltet.

Der Körper wird von dem geräumigen Coelom eingenommen, das zwischen die Muskelbündel bis in die Cutis reichende blinde Fortsätze (Integumentalkanäle) entsendet. Als abgetrennte Bildung des Coeloms ist das in die Tentakeln der *Sipunculiden* reichende System von Coelomgefäßen zu betrachten. Es besteht aus einem dorsalen und ventralen, blind endigenden Stamme längs des Schlundes, einem Ringkanal an der Tentakelbasis sowie Tentakelgefäßen. Coelom und coelomatisches Gefäßsystem sind mit einer Flüssigkeit erfüllt, welche die gleichen Formelemente, nämlich weiße und auch rot gefärbte scheibenförmige Zellen, führt; in ihr finden sich

ferner bei *Sipunculus* und *Physcosoma* bewimperte kugel- oder schüsselförmige, aus abgelösten Wimperzellgruppen des Coelomepithels gebildete Blasen (sog. Urnen). Das Blutgefäßsystem wird durch einen vollkommen geschlossenen, längs des Mitteldarmes vorhandenen Darmblutsinus repräsentiert.

Das Nervensystem (Fig. 450) besteht aus einem dorsal gelegenen Gehirnganglion, einer Schlundkommissur und dem bis an das Hinterende reichenden Bauchstrang. Von Sinnesorganen kommen dem Gehirn aufliegende Augenflecke bei sehr vielen Formen, sodann zahlreiche knospenförmige Hautsinnesorgane vor. Eine über dem Gehirn gelegene, von Nerven

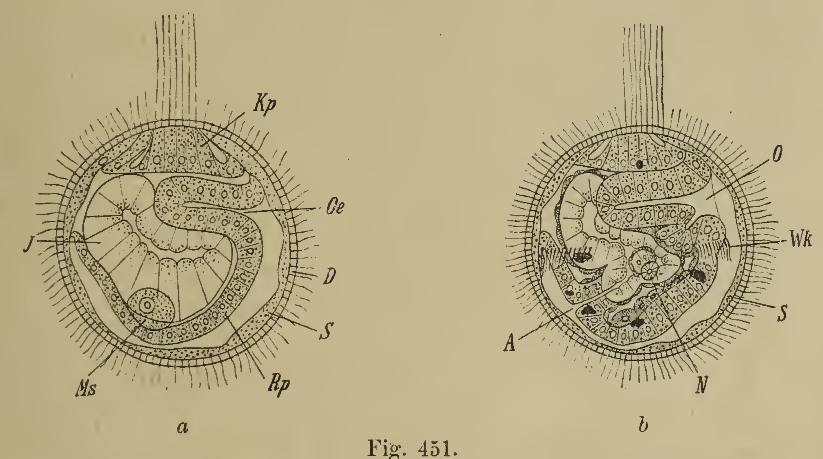


Fig. 451.

a Jüngeres, *b* älteres Entwicklungsstadium von *Sipunculus nudus*, in dem Kopf- und Rumpfplatte ventral bereits vereinigt sind (nach Hatschek). $^{185}/_{1}$ *Kp* Kopfplatte, *Rp* Rumpfplatte des Embryos, *S* Serosa, *D* Dottermembran, *Oe* Oesophagus, *J* Mitteldarm, *O* Mund, *A* After, *N* Nephridium, *Wk* postoraler Wimperkranz, *Ms* Polzelle des Mesoderms.

versorgte Stelle an der Basis einer kanalartig eingezogenen Hautgrube wird als Sinnesorgan beschrieben.

Als Exkretionsorgane fungieren zwei (seltener ein) große, in der Gegend des Afters gelegene, ventral mündende Nephridien, die sog. Bauchdrüsen. Sie dienen auch als Ausleitungsorgane der Genitalprodukte. Die Geschlechter sind getrennt. Die Gonade bildet eine quer über die Wurzel der ventralen Retractoren ziehende Krause an der Coelomwand. Die Genitalprodukte fallen in die Coelomhöhle. Bei den *Priapuliden* finden sich zwei an einer Peritonealfalte aufgehängte geschlossene Keimdrüsen, welche durch einen Ausführungsgang hinten neben dem After münden. Die Ausführungsgänge sind die mit der Keimdrüse verwachsenen Nephridien, welche an ihrer der ersteren abgewendeten Seite mit zahlreichen, in geschlossene Wimperkölbchen endenden Kanälchen besetzt sind.

In der Embryonalentwicklung entsteht das Entoderm durch Invagination. Das Mesoderm wird durch zwei Urzellen angelegt, welche zwei Mesodermstreifen erzeugen, an denen eine Metamerie nur von Gerould bei *Phascolosoma* angegeben, sonst vermißt wurde. Bei *Sipunculus* treten

zwei Zellplatten, eine am animalen Pole (Kopfplatte) und eine am vegetativen Pole (Rumpfplatte), aus dem Verbande des Ectoderms. Sie bilden die Anlage der definitiven Körperbedeckung, während die übrigen, dem Trochus der Annelidentrochophora entsprechenden Ectodermzellen zu einer Embryonalhülle (Serosa) werden (Fig. 451). Diese sendet durch die Poren der Eihaut Flimmerhaare, mittels welcher der Embryo umherschwimmt. Die ursprünglich getrennte Kopf- und Rumpfplatte vereinigen sich schließlich unterhalb der Serosa. Letztere wird zugleich mit der Eimembran von der ausschlüpfenden Larve (Fig. 452) abgeworfen, die einen großen postoralen Wimperkranz sowie provisorische Anhangsorgane des Oesophagus (Drüse und Schlundkopf) besitzt. Erst während des Larvenlebens entwickelt sich der Bauchstrang vom Ectoderm aus; dann wird der Wimperkranz rückgebildet, am Mundrande wachsen die ersten Tentakeln hervor, wodurch die Umwandlung der schwimmenden Larve in den kriechenden Sipunculus (Fig. 453) erfolgt. Bei *Phascolosoma* kommt es nicht zur Ausbildung der Embryonalhülle.

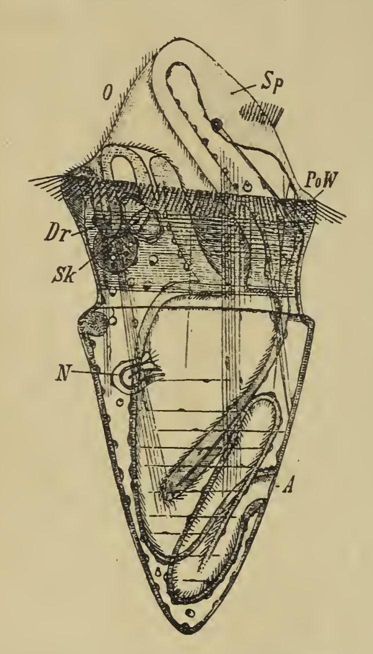


Fig. 452. Larve von *Sipunculus nudus* (nach Hatschek). 180/1
O Mund, *Sp* Scheitelplatte, *Pow* postoraler Wimperkranz, *Sk* Schlundkopf, *Dr* Anhangsdrüse, *N* Nephridium, *A* After.

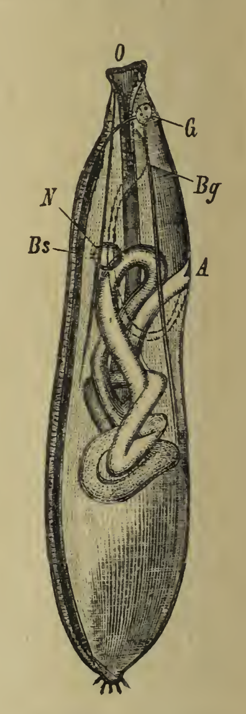


Fig. 453. Junger *Sipunculus,* noch ohne Tentakeln (nach Hatschek). ca. 40/1
O Mund, *A* After, *G* Gehirn, *Bs* Bauchstrang, *N* Niere, *Bg* Gefäß.

Alle Sipunculoiden sind marin und leben frei im Sand und Schlamm oder in Röhren und Schalen.

Fam. *Sipunculidae.* Mit Tentakeln in der Umgebung des Mundes und rückenständigem After. Darm spiral gewunden. *Sipunculus nudus* L. Weit verbreitet (Fig. 450). *S. tesselatus* Raf. Mittelmeer. *Aspidosiphon mülleri* Dies. Am After und Hinterende ein Schild. Lebt in Steingängen oder Schneckenschalen. Mittelmeer. *Physcosoma (Phymosoma) granulatum* F. S. Leuck. Mittelmeer. *Phascolion strombi* Mont. Bewohnt Dentalium- und Schneckenschalen. Mittelmeer, Nord. Meere. *Phascolosoma vulgare* Blainv., *Ph. elongatum* Kef. Mittelmeer, Atlant. Oz.

Fam. *Priapulidae.* Ohne Tentakel. After am Hinterende des Körpers, etwas dorsal. Schlund mit Papillen und Zahnreihen. Darm geradgestreckt. *Priapulus caudatus* Lam. Körper hinten mit einem Schwanzanhange (Kieme), welcher papillenförmige Seitenanhänge trägt. Ostsee, Nordeurop. Meere. *Halicryptus spinulosus* Sieb. Ostsee, nördl. Eismeer.

3. Kladus. **Arthropoda, Gliederfüßer.**

Protostomier von heteronom metamerischem Körper, mit in der Regel gegliederten Segmentanhängen (Gliedmaßen, Extremitäten) und Bauchganglienkette. Der Hautmuskelschlauch in einzelne segmentale Muskelgruppen aufgelöst. Primäre und sekundäre Leibeshöhle (Coelom) infolge Schwund der Coelomwand zu einer einheitlichen Leibeshöhle vereinigt; das Blutgefäßsystem mit derselben in offener Kommunikation. Nephridien und Genitaldrüsen gegen die Leibeshöhle abgekapselt.

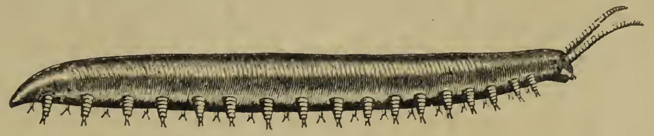


Fig. 454. *Peripatopsis (Peripatus) capensis* (nach Moseley). $^{1 \cdot 5}/_1$

Die Arthropoden sind ihrer Organisation nach von den Anneliden abzuleiten. Doch wird die Einheitlichkeit der Arthropodengruppe im Sinne eines monophyletischen Ursprunges von einer Anzahl von Forschern (Balfour, Kingsley, Oudemans, Fernald, Haeckel, Packard) bezweifelt.

Der wichtigste Charakter, welcher sie von den Anneliden unterscheidet und als Grundbedingung für eine höhere Organisation und Lebensstufe erscheint, beruht auf dem Besitze von in der Regel gegliederten, aus paarigen Segmentanhängen hervorgegangenen Bewegungsorganen. Anstatt der Parapodien der Chaetopoden treten zu einer vollkommeneren Leistung befähigte, in der Regel gegliederte Extremitäten, und zwar an der Bauchseite auf. Jedes Segment vermag ein Gliedmaßenpaar hervorzubringen (Fig. 454).

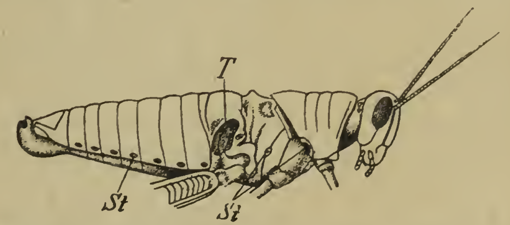


Fig. 455. Seitenansicht von *Acridium aegyptium (tartaricum)* (nach Fischer). $^1/_1$
T Tympanalorgan, *St* Stigmen.

Während bei den Anneliden die Lokomotion durch Verschieben der Segmente und Schlängelungen des gesamten Leibes zustande kommt, wird bei den Arthropoden die Funktion der Ortsbewegung von der Hauptachse des Leibes auf die Nebenachsen, die Gliedmaßen, übertragen, hiermit aber eine weit vollkommenere Leistung erreicht. Die Extremitäten gestatten den Arthropoden nicht nur ein leichteres und rascheres Schwimmen und Kriechen, sondern führen auch zu mannigfaltigeren Formen einer schwierigen Bewegung, zum Laufen, Klettern und Springen, bei den Insekten mit der Ausbildung von Flügeln auch zum Fliegen. Die Arthropoden erheben sich zu wahren Land- und Lufttieren.

Mit einer differenten Ausbildung der Extremitäten geht die Heteronomie der Segmentierung und die Regionenbildung parallel, indem gleichartig entwickelte Segmente sich als besondere Komplexe hervorheben und

miteinander fest verbunden oder zu einer einheitlichen Kapsel verschmolzen sein können.

Im allgemeinen unterscheidet man drei Leibesregionen, als *Kopf, Brust* oder *Mittelleib* (Thorax) und *Hinterleib* (Abdomen) (Fig. 455).

Der Kopf bildet die vorderste Körperregion, in welcher die Segmente miteinander verschmolzen sind. Er umschließt das Gehirn und trägt die Mundöffnung. Seine Gliedmaßen sind zu Antennen und Mundwerkzeugen umgestaltet. Im Vergleich zum Annelidenkopf faßt er außer dem primären, dem Kopflappen der Anneliden homologen Kopfsegmente eine größere Zahl nachfolgender Metameren in sich.

Der Mittelleib oder *Thorax* zeichnet sich ebenfalls durch eine festere Verbindung oder Verschmelzung seiner Segmente sowie durch die Festigkeit der Haut aus. Meist ist er scharf vom Kopfe abgesetzt, häufig dagegen

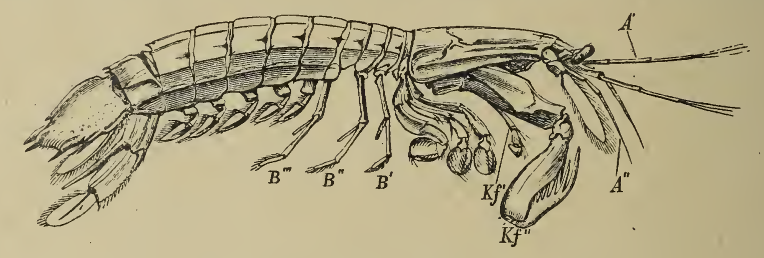


Fig. 456. *Squilla mantis.* 1/2
A', *A''* Antennen, *Kf'*, *Kf''* die vorderen Kieferfußpaare am Cephalothorax, *B'*, *B''*, *B'''* die drei Spaltbeinpaare der Brust.

mit dem Kopfe zu einer gemeinsamen Leibesregion *(Cephalothorax)* verschmolzen (Fig. 456). Der Thorax trägt die wichtigsten Gliedmaßen der Bewegung.

Der Hinterleib *(Abdomen)* zeigt die Zusammensetzung aus deutlich gesonderten Leibesringen und entbehrt häufig der Extremitäten. Seltener, wie bei den Skorpionen, sondert sich das Abdomen in einen breiteren Vorderabschnitt, *Präabdomen,* und in einen engeren beweglichen Hinterabschnitt, *Postabdomen.*

Die Haut wird von einer Chitincuticula bedeckt, welche schichtenweise von dem darunterliegenden Hautepithel (Hypodermis, Matrix) abgesondert wird (Fig. 41). Diese Cuticula erstarrt häufig auch durch Aufnahme von Kalksalzen zu einem festen, das Skelet bildenden Hautpanzer, der zwischen den einzelnen Segmenten durch weiche Verbindungshäute unterbrochen ist. Die mannigfachen Cuticularanhänge der Haut, welche als einfache oder gefiederte Haare, Fäden und Borsten, Dornen und Haken auftreten können, verdanken ihre Entstehung ähnlich gestalteten Fortsätzen und Auswüchsen der zelligen Unterlage (Fig. 42). Die Chitincuticula erfährt mit samt ihren Anhängen zeitweise, vornehmlich während des Wachstums im Jugendzustande, Erneuerungen und wird dann als zusammenhängende Haut abgeworfen (Häutungsprozeß). Die an der Innenseite dieses Haut-

skelets angeordnete Körpermuskulatur bildet nur bei *Onychophoren* einen kontinuierlichen, an den der Anneliden erinnernden Hautmuskelschlauch, in allen übrigen Fällen zeigt sie sich in einzelne der Metamerie entsprechende Muskelgruppen aufgelöst (Fig. 457). Die Muskelfasern sind mit seltenen Ausnahmen (*Onychophoren, Tardigraden*) quergestreift. Auch sei als histologischer Charakter der Arthropoden der Mangel von Wimpern (für die Nephridien von *Peripatus* werden Wimpern angegeben) bemerkt.

Das Zentralnervensystem besteht aus Gehirn, Schlundkommissur und Bauchmark, welches letztere meist in Form einer Ganglienkette (Fig. 85) unter dem Darme verläuft, zuweilen aber eine große Konzentrierung zeigt. Die Gliederung der Bauchganglienkette entspricht der heteronomen Segmentierung des Körpers, indem in den größeren, durch Verschmelzung von Segmenten entstandenen Abschnitten auch eine Annäherung oder Verschmelzung der entsprechenden Ganglien erfolgt. Von Sinnesorganen sind Augen, und zwar auch zusammengesetzte Augen, weit verbreitet. Statische Organe kommen bei Krebsen vor. Ferner treten chordotonale Organe bei den Insekten auf. Ebenfalls verbreitet sind Geruchsorgane, die ihren Sitz an der Oberfläche der Antennen haben und aus zarten Schläuchen oder eigentümlichen Zapfen bestehen, unter denen die Sinneszellen liegen. Als Tastorgane hat man die Antennen und Taster der Mundwerkzeuge sowie wohl auch die Extremitätenspitzen und an diesen eigentümliche Borsten und Haare der Haut mit Nervenendigungen anzusehen (Fig. 95).

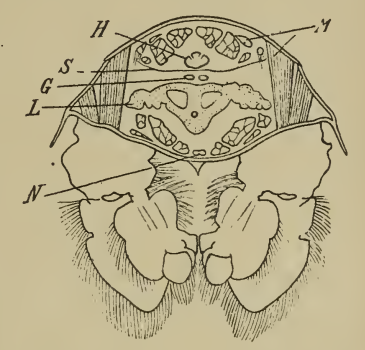


Fig. 457. Querschnitt durch das 1. Abdominalsegment einer männlichen *Squilla mantis* (teilweise schematisch, Original).

G Genitaldrüse, *H* Herz, *M* Muskeln, *S* ventrale Wand des Pericardialsinus, *L* Leber, *N* Nervensystem.

Die geräumige Leibeshöhle der Arthropoden ist aus der Vereinigung der primären Leibeshöhle und des Coeloms hervorgegangen, indem die Coelomwände aufgelöst sind. Infolgedessen fehlen Mesenterien und Dissepimente. Damit hängt auch die eigentümliche Ausbildung des Blutgefäßsystems zusammen. In seiner ursprünglichen Form (Fig. 145) besteht es aus einem durch den ganzen Rumpf verlaufenden Rückengefäße, das der Körpersegmentierung entsprechend paarige seitliche, mit Klappen versehene Spaltöffnungen besitzt. Es liegt (Fig. 457) in einem gesonderten Teile der Leibeshöhle, dem Pericardialsinus, dessen ventrale Begrenzung durch eine Membran (Pericardialseptum) gebildet wird. Das Blut gelangt aus dem Herzen am Vorder- und Hinterende desselben schließlich in den ventralen Teil der Leibeshöhle und zum Herzen zurückkehrend durch Spaltöffnungen des Pericardialseptums in den Pericardialsinus, aus dem es bei der Diastole des Herzens durch dessen Ostien aufgepumpt wird. Auch in jenen Fällen, in denen Arterien und auch venöse Bahnen vorhanden

sind, besteht diese Kommunikation mit der Leibeshöhle; stets führen die venösen Bahnen zum Pericardialsinus und schließen nie an die Herzwand an (Fig. 147). Das Herz ist ein arterielles. In vielen Fällen (zahlreiche Krebse, die meisten Milben) fehlt es.

Der Darmkanal zieht frei durch die Leibeshöhle. Ausnahmsweise ist der Darm infolge von Parasitismus rückgebildet *(Rhizocephala)*.

Die Atmung wird sehr häufig, besonders bei kleineren und zarten Arthropoden, durch die gesamte Oberfläche des Körpers vermittelt. Bei größeren Wasserbewohnern *(Crustacea)* übernehmen Kiemen diese Funktion, während bei am Lande lebenden Formen innere Atmungsorgane vorhanden sind. Diese bestehen entweder aus im Körper sich verteilenden Röhren (Tracheen) wie bei den *Protracheaten (Onychophoren), Eutracheaten,* oder aus Säcken mit Hohlblättern (Fächertracheen, Lungen), so bei *Arachnoideen.*

Als Exkretionsorgane finden sich bei Arthropoden vielfach Nephridien vor, entweder in fast allen Metameren *(Protracheata),* oder auf wenige Metameren beschränkt (Antennen- und Maxillar- oder Schalendrüse der Krebse, Coxaldrüse der *Arachnoidea*). Sie erscheinen gegen die Leibeshöhle stets geschlossen (Fig. 155) und am Innenende an Stelle des Wimpertrichters mit einem drüsigen Endsäckchen, das als Coelomrest aufgefaßt wird, ausgestattet, eine Eigentümlichkeit, welche mit den besonderen Verhältnissen der Leibeshöhle und des Blutgefäßsystems zusammenhängt. Den übrigen Arthropoden fehlen Nephridien und werden durch exkretorische Anhangsdrüsen des Enddarmes, die Malpighischen Gefäße, substituiert. Analoge Anhangsdrüsen finden sich bei *Arachnoideen* und *Crustaceen* neben den Nephridien vor.

Die Fortpflanzung der Arthropoden ist eine geschlechtliche, erfolgt aber zuweilen durch Entwicklung unbefruchteter Eier (Parthenogenese). Mit seltenen Ausnahmen *(Cirripedia, Cymothoidae)* sind die Geschlechter getrennt. Die ihrer Anlage nach paarigen Keimdrüsen stellen gegen die Leibeshöhle zu geschlossene Säcke vor, welche durch auf Nephridien zurückführbare Ausführungsgänge nach außen münden.

Die Entwicklung ist meist eine Metamorphose.

Die Arthropoden lassen sich in sechs Klassen gruppieren: 1. *Branchiata,* 2. *Arachnoidea,* 3. *Pantopoda,* 4. *Protracheata (Onychophora),* 5. *Tardigrada,* 6. *Eutracheata.*

I. Klasse. **Branchiata.**

Wasserbewohnende, meist beschalte, durch Kiemen atmende Arthropoden.

Diese Klasse zerfällt in drei Unterklassen: die *Trilobitae, Crustacea* und *Palaeostraca.* Letztere führen in ihrem Bau zu den Arachnoideen hinüber; ihre verwandtschaftlichen Beziehungen mit den Crustaceen gehen jedenfalls auf alte Formen zurück. Wahrscheinlich sind die *Trilobiten* Reste solcher Stammformen.

I. Unterklasse. Trilobitae.

Palaeozoische Branchiaten mit Kopfschild, dem ein Antennenpaar und vier spaltfußförmige Extremitätenpaare angehören, einer wechselnden Zahl von freien Thoraxsegmenten und einem Schwanzschild (Pygidium), dem Abdomen. Gliedmaßen des Thorax und Abdomens spaltfußförmig.

Der häufig einrollbare Körper der *Trilobiten* (Fig. 458) wird dorsal von einem dicken Panzer bedeckt und zeigt einen erhöhten Mittelteil (Rhachis) und zwei flachere Seitenteile (Pleurae). Er gliedert sich in einen vorderen halbkreisförmig begrenzten Kopfschild, eine Anzahl scharf abgesetzter Rumpfsegmente (Thorax) und einen schildförmigen, aus der Verschmelzung mehrerer Segmente hervorgegangenen Schwanzschild, das Pygidium (Abdomen). Die Rumpfsegmente, deren Zahl wechselt, für die einzelnen Gattungen aber bestimmt ist, besitzen an ihren Seitenteilen meist flügelförmige Fortsätze. Die Seitenteile (genae) des Kopfschildes, dessen Mittelabschnitt als sog. glabella vorspringt, weisen eine Naht (Gesichtsnaht) auf, vor welcher meist große Facettenaugen sich finden, und ziehen sich oft in sehr lange nach hinten gerichtete Stacheln aus.

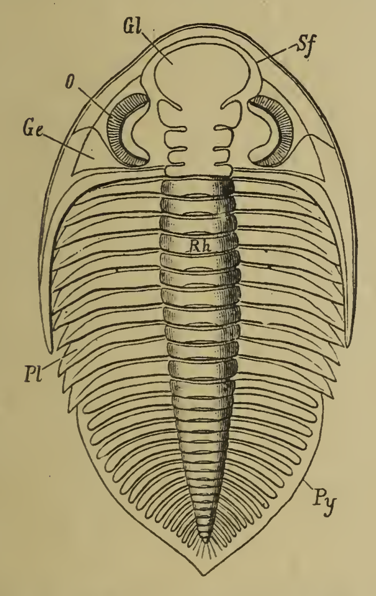


Fig. 458. Diagramm von *Dalmanites* (nach Pictet).

Ge Wangen (Genae), *Gl* Glabella, *Sf* Gesichtsnaht, *O* Auge, *Rh* Rhachis, *Pl* Pleurae, *Py* Pygidium.

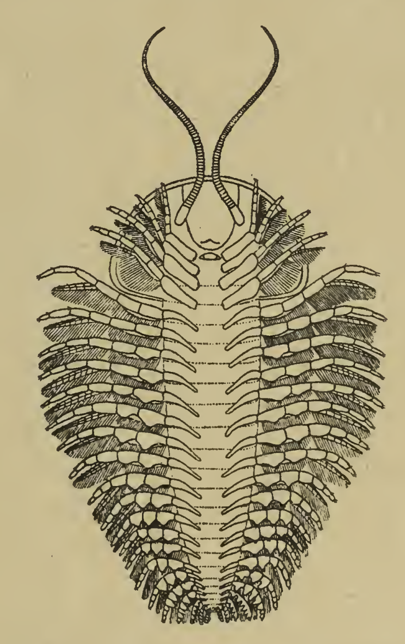


Fig. 459. *Triarthrus becki*, Ventralansicht (nach Beecher). $^{1·5}/_1$

Außer einer Oberlippe (Hypostoma) finden sich an der Ventralfläche des Kopfschildes ein Paar Antennen sowie vier Paare Spaltfüße (Kaufüße), die außer einem Basalstück (Coxopodit) mit Kaufortsatz (Endit) einen stärkeren Innenast (Endopodit) und vielgliederigen, reich beborsteten

Außenast (Exopodit) unterscheiden lassen. An den Segmenten des Rumpfes und des Pygidiums sind gleichfalls in zwei ungleiche Äste geteilte Spaltfüße mit schwächeren Enditen am Basalstück nachgewiesen (Fig. 459). Als Kiemen werden besondere Anhänge des Exopoditen angesehen.

Die Trilobiten waren Bewohner des Meeres. Ihre Überreste finden sich in den palaeozoischen Ablagerungen und gehören zu den ältesten tierischen Organismen.

In dem Besitze von fünf Extremitätenpaaren am Kopfe und von Spaltfüßen zeigen die Trilobiten Übereinstimmungen mit den Crustaceen (Phyllopoden, *Apus*), weisen aber diesen gegenüber in dem Vorhandensein eines Antennenpaares und in der primitiven Ausbildung der übrigen Kopfgliedmaßen ursprünglichere Verhältnisse auf. Andererseits sind Beziehungen zu den Palaeostraca *(Limulus)* erkennbar, so daß die Trilobiten als Reste alter Branchiatenformen erscheinen, von denen wahrscheinlich Crustaceen und Palaeostraken entsprungen sind.

II. Unterklasse. Crustacea, Krebse.[1])

Branchiaten mit zwei Antennenpaaren und zweiästigen Extremitäten, meist auch am Abdomen. Für die Entwicklung ist die Naupliuslarve charakteristisch.

Die Crustaceen, deren Namen von der oft harten, durch Kalksalze inkrustierten Körperhaut entlehnt ist und lediglich für die größeren Malakostraken paßt, bewohnen vorwiegend das Wasser und nur in vereinzelten Ausnahmen das Land. Als wichtiger Charakter ist die große Zahl von Gliedmaßenpaaren hervorzuheben, welche mit Ausnahme der Vorderfühler oder vorderen Antennen (Antennulae) auf zweiästige Spaltfüße zurückführbar sind.

In die Bildung des Kopfes treten außer dem Kopfsegmente mit den Augen und ersten Antennen noch vier nachfolgende, mit jenem und untereinander verschmolzene Segmente ein, deren Gliedmaßen die hinteren Antennen, die Mandibeln und zwei Maxillenpaare sind. Häufig verschmilzt jedoch diese als Kopf zu unterscheidende Region mit einem oder zahlreichen nachfolgenden Segmenten des Mittelleibes oder Thorax zu einem *Kopfbruststück (Cephalothorax).*

---

[1]) H. Milne Edwards, Histoire naturelle des Crustacés. 3 Vols. u. Atlas. 1834—1840. Fr. Müller, Für Darwin. Leipzig 1864. C. Claus, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876. W. Faxon, Selections from Embryological Monographs. I. Crustacea. Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. Cambridge 1882. J. E. V. Boas, Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morph. Jahrb. VIII. 1883. C. Claus, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arbeiten zool. Institut Universität Wien VI. 1886. K. Grobben, Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen. Sitzgsb. Akad. Wien. CI. 1892. Vgl. ferner die Abhandlungen von A. Dohrn, Huxley, Bruntz u. a.

Die Verschmelzung der Leibessegmente kann aber auch eine sehr ausgedehnte sein und sich nicht allein auf eine festere Vereinigung fast sämtlicher Brustsegmente *(Decapoden)* erstrecken, sondern auch die des Abdomens betreffen *(Isopoden)*. Von großer Bedeutung ist eine am Rücken und den Seiten der Maxillarregion des Kopfes auftretende Hautduplikatur, die in Form einer einfachen oder zweilappigen *Schale* den Thorax und das Abdomen sowie zuweilen auch den Kopf überwächst (Fig. 460).



Fig. 460. Larven von *Cyzicus (Estheria)* (nach Claus).
a Jüngeres Stadium. Die Schale noch klein. 50/1 *b* Älteres Stadium. 80/1 Die Schale beginnt den Kopf zu überwachsen. *A'* Antennula, *A''* (zweite) Antenne, *C* Herz, *Md* Mandibel, *Mx'* erste Maxille, *Ob* Oberlippe, *S* Schale, *SD* Schalendrüse, *D* Darm, *N* Nervensystem, *FrO* Frontalorgan.

Am Kopfe heften sich zwei, gewöhnlich als Sinnesorgane fungierende Fühlerpaare an, die aber auch als Bewegungsorgane oder zum Ergreifen und Anklammern dienen können. Von denselben stehen die Vorderantennen insofern allen übrigen Gliedmaßen gegenüber, als sie die zweiästige Grundform niemals aufweisen lassen.

Sämtliche folgende Gliedmaßen sind auf die Grundform einer zweiästigen Extremität zurückzuführen. An ihr ist ein zweigliedriger Stamm *(Protopodit)*, ein die Fortsetzung des Stammes bildender Innenast *(Endopodit)* sowie ein lateralwärts am zweiten Stammglied entspringender

Außenast *(Exopodit)* (Fig. 464) zu unterscheiden. Dazu können ein oder mehrere äußere Anhänge des Stammes *(Epipoditen)* treten, die meist als Kiemen fungieren. Medianwärts gerichtete ladenartige Fortsätze am Protopodit und Endopodit werden *Enditen* genannt.

Die zu Mundwerkzeugen umgestalteten Gliedmaßen des Kopfes sind die *Mandibeln* und zwei Paare von *Maxillen.* Die ersteren gruppieren sich zu den Seiten einer meist helmförmig die Mundöffnung überragenden *Oberlippe,* unter welcher häufig eine kleine als *Unterlippe* unterschiedene, zwei tasterähnliche Lappen *(Paragnathen)* tragende Platte liegt. Die Mandibeln bilden meist einfache, aber feste und harte, bezahnte Kauplatten (Fig. 461), die morphologisch dem mächtigen Enditen am Stammgliede der Gliedmaße entsprechen, deren nachfolgende Glieder einen tasterartigen Anhang *(Mandibulartaster)* darstellen. Viel schwächer, aber mit mehreren Laden versehen, erweisen sich die zwei Paare Unterkiefer *(Maxillae).* Sie charakterisieren sich durch das Auftreten von Kaufortsätzen (Laden) des Stammes, an welchem der Endopodit und Exopodit meist als beinförmige Tasteranhänge oder fächerartige Platten erhalten sind (Fig. 462, 463). Ausnahmsweise *(Calaniden)* kann auch ein Epipodialanhang, der bei den höheren Krebsen erst an den Thorakalfüßen auftritt, vorhanden sein (Fig. 462 *a*).

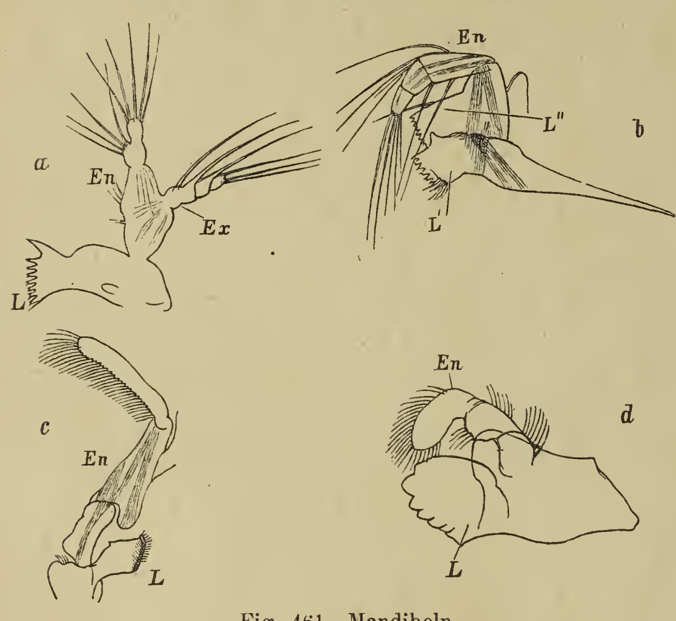


Fig. 461. Mandibeln von *a Centropages typicus (Ichthyophorba denticornis), b Conchoecia, c Nebalia, d Potamobius (Astacus)* (*a, b, c* nach Claus). *L* Kaulade (Endit), *En* Endopodit, *Ex* Exopodit. Bei *Conchoecia* auch am ersten Gliede des Tasters eine Kaulade *(L")*.

Die Thorakalfüße gestatten die gleiche Zurückführung auf eine zweiästige Grundform und tragen häufig Epipoditen. Sie können untereinander im wesentlichen gleichgestaltet bleiben und dienen dann sämtlich vornehmlich zur Herbeistrudelung der Nahrung und zur Lokomotion *(Nebalia).* Nach der besonderen Lebensweise und Bewegungsart bieten sie eine äußerst mannigfache Gestaltung; sie sind breite, blattförmige Schwimmfüße *(Phyllopoden)* oder zweiästige Ruderfüße *(Copepoden),* sie können als Rankenfüße *(Cirripedien)* zum Strudeln dienen, oder zum Kriechen, Gehen

und Laufen *(Isopoden, Decapoden)* eingerichtet sein. Im letzeren Falle endigen einige von ihnen mit Haken oder Scheren. In ihren vorderen Paaren treten sie oft in Beziehung zur Nahrungsaufnahme und sind dann

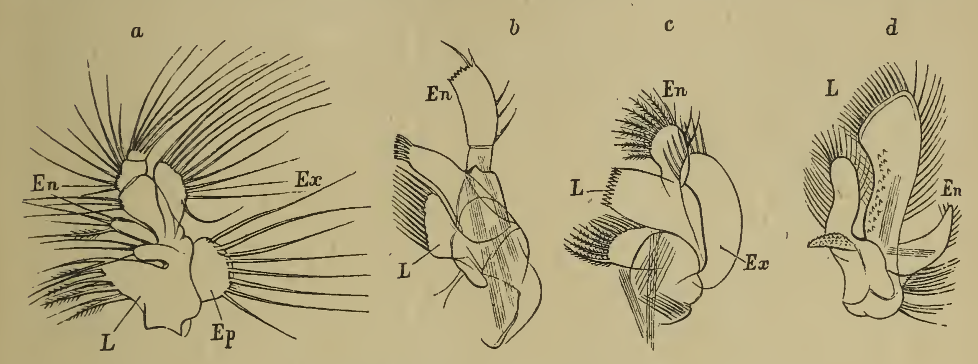


Fig. 462. Maxillen des ersten Paares.

a von *Calanus*, *b* von *Gammarus*, *c* von *Euphausia*, *d* von *Potamobius (Astacus)* (*c* nach Claus). *L* Laden (Endit), *En* Endopodit, *Ex* Exopodit, *Ep* Epipodialplatte (Epipodit).

zu dem Munde genäherten, nach vorn gerückten sog. Kieferfüßen *(Pedes maxillares)* umgebildet.

Die Gliedmaßen des Hinterleibes (Pleopoden) (Fig. 456) endlich, welcher häufig in toto bewegt wird und zur Unterstützung der Lokomotion

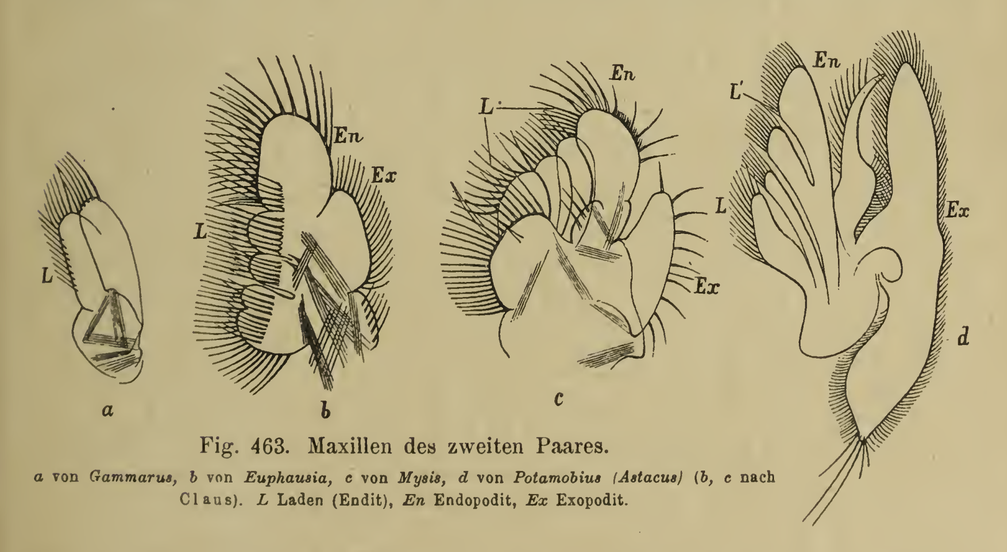


Fig. 463. Maxillen des zweiten Paares.

a von *Gammarus*, *b* von *Euphausia*, *c* von *Mysis*, *d* von *Potamobius (Astacus)* (*b*, *c* nach Claus). *L* Laden (Endit), *En* Endopodit, *Ex* Exopodit.

dient, sind von jenen des Mittelleibes verschieden und entweder ausschließlich Lokomotionsorgane, Spring- und Schwimmfüße *(Amphipoden, Stomatopoden)*, oder sie dienen mit ihren Anhängen zur Respiration, auch wohl zum Tragen der Eier und zur Begattung *(Decapoden)*.

Nicht minder verschieden als die äußere Form und der Körperbau verhält sich die innere Organisation. Von Sinnesorganen sind Komplex-

augen am meisten verbreitet und oft in beweglich abgesetzte Seitenteile des Kopfes *(Stielaugen)* hineingerückt.

Der Verdauungskanal erstreckt sich in der Regel in gerader Richtung vom Mund zu dem am hinteren Leibesende gelegenen After. Bei den höheren Formen erweitert sich die Speiseröhre vor dem Mitteldarme in einen mit Chitinplatten ausgestatteten Vormagen. Am Anfange des Mitteldarmes sitzen einfache oder ramifizierte Hepatopankreasschläuche (Leberschläuche) auf.

Als Harnorgane finden sich Nephridien; zu denselben gehören die an der Basis der hinteren (zweiten) Antenne ausmündende Antennendrüse sowie die dem zweiten Maxillarsegmente angehörige Maxillar- oder Schalendrüse. Es können aber auch am Darmkanal den Malpighischen Gefäßen analoge harnabsondernde Schläuche vorkommen *(Brachyuren, Amphipoden)*.

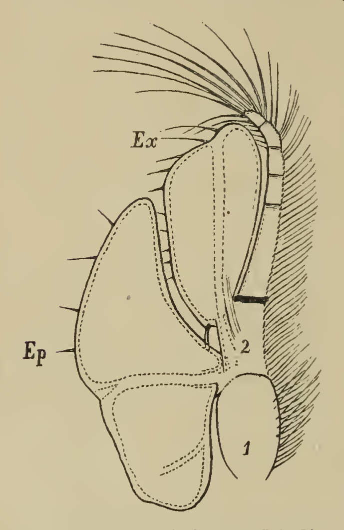


Fig. 464. Brustfuß von *Nebalia* (nach Claus).
1, 2 die Glieder des Stammes (Protopodit), in ihrer Verlängerung der Endopodit, *Ex* Exopodit, *Ep* Epipodit.

Die Kreislaufsorgane treten in sehr verschiedenen Formen auf, von der größten Einfachheit an bis zur höchsten Komplikation eines reich entwickelten Systems arterieller Gefäße und venöser Blutbahnen. Zuweilen fehlen Kreislaufsorgane. Ein eigenartiges, vollständig geschlossenes Gefäßsystem tritt bei *Lernanthropus* und anderen parasitischen *Copepoden* auf. Das Blut ist meist farblos, zuweilen bläulich, oder rot gefärbt und enthält in der Regel farblose Blutkörperchen.

Atmungsorgane fehlen entweder völlig oder sind Kiemen am Basalgliede der Brustfüße oder an den Füßen des Abdomens.

Mit Ausnahme der hermaphroditischen Cirripedien und Fischasseln sind die Krebse getrennten Geschlechtes. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane münden am Hinterende des Thorax oder an der Basis des Abdomens.

Für die Entwicklung ist die als *Nauplius* bekannte Larve (Fig. 465) charakteristisch. Diese Larve zeigt im allgemeinen den Phyllopoden-Habitus; sie besitzt einen ovalen Leib, der am Hinterende mit zwei Borsten (Furcalborsten) ausgestattet ist, und trägt drei Gliedmaßenpaare, welche der ersten und zweiten Antenne sowie den Mandibeln entsprechen und der Tastempfindung, Nahrungsaufnahme und Lokomotion dienen. Die vorderen Gliedmaßen, welche zu den ersten Antennen werden, sind stets einästig, die beiden anderen zweiästig und an ihrer Basis mit Kauhaken ausgestattet. Das Nervensystem hängt noch mit dem Ectoderm zusammen. Außer dem Gehirn, dem ein dreiteiliges Medianauge (Naupliusauge) anliegt, ist ein unteres Schlundganglion vorhanden. Die Mundöffnung ist von einer um-

fangreichen Oberlippe überragt und führt in den terminal am Hinterende mündenden Darm. Als Harnorgan findet sich die Antennendrüse; zuweilen fungieren in gleicher Weise Aussackungen des Darmes. Die folgenden Metameren entstehen vom weiterwachsenden Endabschnitte des Körpers (Aftersegment) aus in der Reihenfolge von vorn nach hinten wie bei Anneliden. Spätere Naupliuszustände mit der Anlage der weiteren Metameren werden als *Metanauplius* unterschieden. Zu dieser Zeit tritt bereits die Schalenanlage sowie die Genitalzelle hervor.

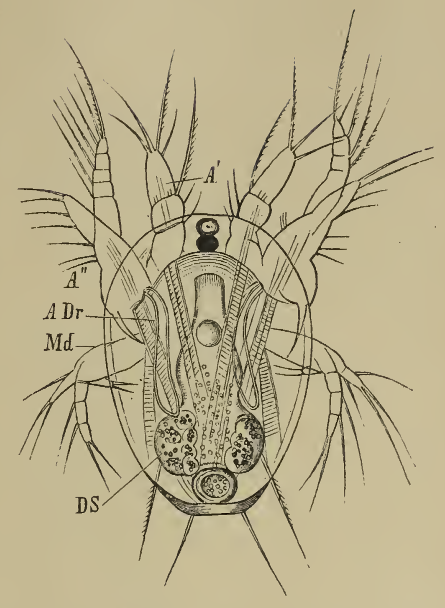


Fig. 465. Nauplius von *Cyclops albidus (tenuicornis)* (nach Claus).
ADr Antennendrüse, *A'*, *A''*, *Md* die drei den Antennen und der Mandibel entsprechenden Gliedmaßenpaare, *DS* Darmaussackungen mit Harnzellen.

In der Unterklasse der Crustaceen lassen sich folgende Ordnungen unterscheiden: *Phyllopoda, Ostracoda, Branchiura, Copepoda, Cirripedia* und *Malacostraca*. Die Zusammenfassung der ersten fünf Ordnungen als *Entomostraca* ist nicht durch nähere Verwandtschaft derselben untereinander begründet und daher nicht aufrecht zu erhalten (Grobben).

1. Ordnung. **Phyllopoda.**[1]) **Blattfüßer.**

Crustaceen von meist gestrecktem und deutlich gegliedertem Körper, mit oder ohne Schalenduplikatur, mit tasterloser Mandibel und rudimentären Maxillen, mit wenigstens vier, meist mit zahlreichen Paaren von blattförmigen, gelappten Schwimmfüßen.

[1]) Außer den älteren Werken von O. Fr. Müller, Jurine, Straus-Dürkheim, Schäffer vgl. Zaddach, De Apodis cancriformis anatome et historia evolutionis. Bonnae 1841. E. Grube, Bemerkungen über die Phyllopoden. Arch. f. Naturg. 1853 u. 1855. Fr. Leydig, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860. P. E. Müller, Bidrag til Cladocerernes Fortplantning-historie. Kjöbenhavn 1868. C. Claus, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus und Apus. Abh. Ges. d. Wiss. Göttingen 1873. Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVII. 1876. Zur Kenntnis des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Denkschr. Akad. Wien 1877. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. zool. Inst. Wien. VI. 1886. C. Grobben, Die Embryonalentwicklung von Moina rectirostris. Ebendas. II. 1879. A. Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1876—1880. A. S. Packard, A monograph of North American Phyllopod Crustacea. Washington 1883. G. O. Sars, Fauna Norvegiae. Vol. I. Phyllocarida and Phyllopoda. Christiania 1896.

Crustaceen von geringer Körpergröße, welche in der Bildung ihrer blattförmigen, gelappten Beine übereinstimmen, in der Zahl der Leibessegsegmente und Extremitäten mannigfach abweichen. Nach ihrer Organisation und Entwicklung scheinen die *Phyllopoden* als die am wenigsten veränderten Abkömmlinge alter Typen betrachtet werden zu können.

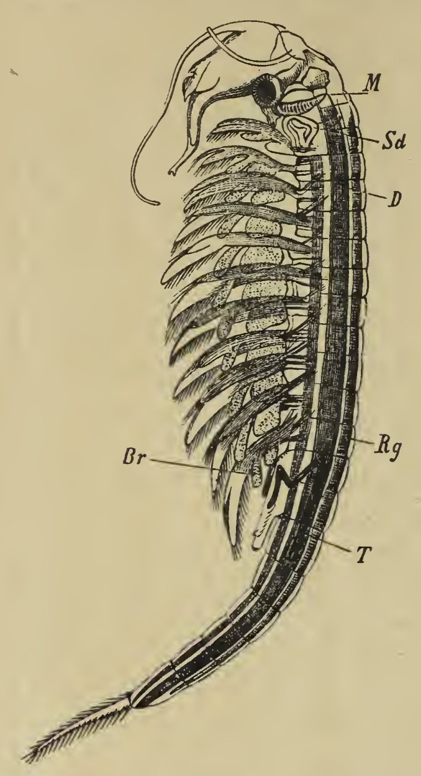


Fig. 466. Männchen von *Branchipus stagnalis* (nach Claus).
Br Kiemenanhang, *D* Darm, *M* Mandibel, *Rg* Herz, *Sd* Schalendrüse, *T* Hoden. 1/1

Der Körper der reicher gegliederten *Euphyllopoda* ist zumeist zylindrisch, langgestreckt und deutlich segmentiert und wird bei *Apus* zum größten Teile von einer breiten flachen Schale bedeckt (Fig. 469), die in den schildförmigen Vorderrand des Kopfes übergeht, während *Branchipus* der Schale entbehrt (Fig. 466). Bei den *Limnadiiden* (Fig. 460) ist der Körper seitlich kompreß und samt dem Kopfe von einer zweiklappigen Schale umschlossen. Der Rumpf der *Cladoceren* (Fig. 468) baut sich aus wenigen (vier bis sechs) Metameren auf und trägt eine zweiklappige Schale, aus welcher der Vorderteil des Kopfes hervorragt. Zuweilen setzt sich der Kopf schärfer ab, während Thorax und Abdomen nicht immer scharf abzugrenzen sind. Meist bleiben die hinteren Segmente gliedmaßenlos. Der Hinterleib endet mit zwei flossenförmigen *(Branchipodidae)* oder fadenförmigen *(Apodidae)* Furcalgliedern, bei den *Limnadiiden* und *Cladoceren* mit einem ventralwärts nach vorne umgebogenen, in zwei Blätter gespaltenen Abschnitt, welcher an der Spitze zwei nach hinten gerichtete Krallen trägt.

O. Miltz, Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. XXVIII. Stuttgart 1899. M. Samter, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVIII. 1900. W. Lilljeborg, Cladocera Sueciae. Nova acta Soc. sc. Upsala 1900. M. Nowikoff, Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXVIII. 1905. E. Daday, Monographie systématique des Phyllopodes Anostracés. Ann. sc. natur. 1910. A. Kühn, Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommereier von Polyphemus pediculus. Zool. Jahrb. XXXV. 1912. C. Vollmer, Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei. Zeitschr. f. wiss. Zool. CII. 1912. Vgl. außerdem die Schriften von Kozubowski, F. Brauer, Richard, Ishikawa, Ray Lankester, A. Brauer, Bernard, Cunnington, Stingelin, Samassa, Sudler, v. Zograf, Wolff, Ekman u. a.

Am Kopfe finden wir zwei Antennenpaare; die vorderen bleiben klein und sind Träger von Geruchsborsten, die hinteren sind häufig große zweiästige Ruderarme, können aber auch beim Männchen Greiforgane sein *(Branchipus)*, in anderen Fällen *(Apus)* verkümmern sie. Von Mundwerkzeugen unterscheidet man überall unterhalb der ansehnlichen Oberlippe zwei breite tasterlose Mandibeln mit bezahnter Kaufläche, denen noch ein *(Cladocera)* oder zwei *(Euphyllopoda)* Paare von schwachen Maxillen folgen. Letztere sind einfache Ladenplatten. Die Beinpaare des Rumpfes verjüngen sich nach dem hinteren Körperende zu. Sie sind blattförmig gelappte zweiästige Schwimmfüße (Fig. 467) und dienen zugleich durch Strudelung als Hilfswerkzeuge der Nahrungsaufnahme. Auf den kurzen, meist mit einem Kieferfortsatze versehenen Basalabschnitt folgt ein langer blattförmiger Stamm mit Borsten am Innenrand. Er setzt sich direkt in den Endopoditen fort und trägt an seiner Außenseite den borstenrandigen Exopodit sowie nahe seiner Basis ein schlauchförmiges Kiemensäckchen. Indessen können die vorderen, ja sogar sämtliche Beinpaare Greiffüße sein (Fig. 470) und auch der Kiemenanhänge entbehren. Als eine unter den Euphyllopoden bei *Apus* auftretende Eigentümlichkeit ist hervorzuheben, daß vom zwölften Rumpfsegmente angefangen den nachfolgenden fußtragenden Segmenten eine größere, nach hinten sich steigernde Zahl von Gliedmaßen zukommt (Polypodie).

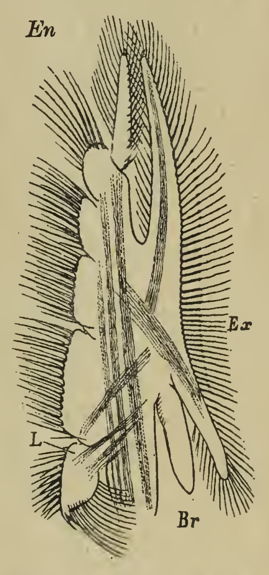


Fig. 467. Schwimmfuß von *Cyzicus (Estheria)*.
Die beiden Stammglieder mit den Ladenfortsätzen *(L)*, *En* gelappter Endopodit, *Ex* Exopodit, *Br* Branchialsäckchen (Epipodit).

Das Nervensystem besteht aus dem Cerebralganglion und einer meist strickleiterförmigen Bauchganglienkette. Von Sinnesorganen finden sich neben dem Naupliusauge ein Paar zusammengesetzter Augen mit glatter Cornea, welche entweder seitlich liegen und gestielt sind *(Branchipus)* oder in der Medianebene genähert, selbst zu einer einzigen Augenkugel verschmolzen, von einer Hautduplikatur überwachsen in der Tiefe liegen und durch besondere Muskeln bewegt werden können. An dem Naupliusauge liegt das sog. mediale Frontalorgan; ein zweites Frontalorgan findet sich in der Stirngegend *(Euphyllopoden)* oder an den Seiten des Kopfes (Scheitelsinnesorgan der *Cladoceren*).

Die von einer großen Oberlippe überdeckte Mundöffnung führt in einen bogenförmig aufsteigenden Oesophagus, einen meist geraden Mitteldarm und kurzen Enddarm (Fig. 468). Am Anfang des Mitteldarmes münden zwei einfache oder verästelte Hepatopankreasschläuche. Die Kreislaufsorgane beschränken sich auf ein Herz, das als sog. gekammertes Rückengefäß ausgebildet ist, bei *Branchipus* sich durch alle Rumpfsegmente er-

streckt (Fig. 466), bei den *Cladoceren* zu einem sackförmigen Herzen mit nur einem Spaltenpaare reduziert erscheint (Fig. 468). Als Exkretionsorgan tritt die am zweiten Maxillarsegmente ausmündende, in die Schale eingelagerte sog. Schalendrüse auf. Zur Respiration dient die durch die Schalenduplikatur sowie durch die blattförmigen Schwimmfüße sehr vergrößerte Oberfläche des Körpers, ferner die Oberfläche der Branchialsäckchen. Ein verbreitetes Organ ist die an der Dorsalseite des Kopfes auftretende Nackendrüse, mittels welcher sich manche Formen festheften können.

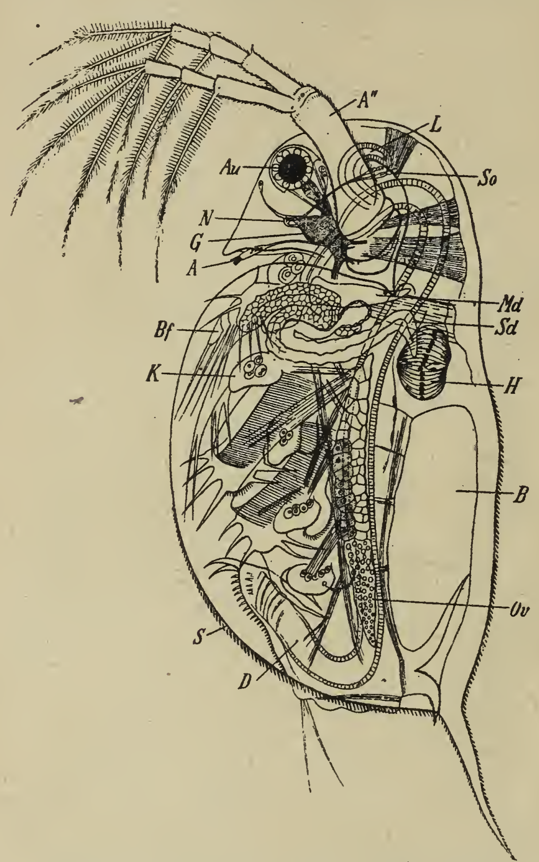


Fig. 468. Weibliche *Daphnia* (nach Claus, verändert und ergänzt). ca. $^{26}/_1$

A erste, *A"* zweite Antenne, *B* Brutraum, *Bf* erster Brustfuß, *K* Kiemensäckchen, *Md* Mandibel, *S* Schale, G Cerebralganglion, *N* Naupliusauge, *Au* zusammengesetztes Stirnauge, *So* Scheitelsinnesorgan, *D* Darm, *L* Leberhörnchen, *Sd* Schalendrüse, *H* Herz, *Ov* Ovarium.

Die Phyllopoden sind getrennten Geschlechts; einige *Apodiden* sollen hermaphroditisch sein. Die Männchen unterscheiden sich von den Weibchen durch größere und mit Riechhaaren reicher besetzte vordere Antennen. Bei *Branchipus* sind die hinteren Antennen des Männchens zu Greifwerkzeugen umgebildet. Auch tragen bei *Limnadiiden* und *Cladoceren* die vorderen Thoraxextremitäten Greifhaken (Fig. 470 *c'*).

Im allgemeinen treten die Männchen minder häufig und in der Regel nur zu bestimmten Zeiten auf. Die Weibchen der *Cladoceren* vermögen parthenogenetisch sich entwickelnde Eier abzulegen, bei *Artemia, Apus* ist Parthenogenese Regel; dies scheint auch bei *Limnadia lenticularis* der Fall zu sein. Die Genitaldrüsen sind paarig und münden an der Grenze von Thorax und Abdomen, bei den *Cladoceren* die Vasa deferentia auch am hinteren Körperende. Vorstülpbare Begattungsorgane besitzt *Branchipus*. Die Eientwicklung geschieht mittels Einährzellen (vgl. pag. 196, Fig. 172 und 468).

Die Weibchen tragen die Eier entweder in einer taschenförmigen, mit Drüsen versehenen Erweiterung der vereinigten Ovidukte, die eine sack-

förmige Auftreibung der Genitalsegmente hervorruft *(Branchipodidae)*, oder zwischen den Schalen an fadenförmigen Anhängen *(Limnadiidae)* oder in schalenartigen *(Apus)* Teilen bestimmter (9.—11., bei *Apus* nur 11.) Beinpaare, oder wie bei den *Cladoceren* in dem durch Schale und Körper begrenzten Brutraum, der nach hinten durch mehrere von der Rückenseite des Rumpfes ausgehende Höcker abgeschlossen ist.

Die ausschlüpfenden Jungen besitzen entweder bereits die Form des ausgewachsenen Geschlechtstieres *(Cladocera)*, oder durchlaufen eine Metamorphose, indem sie als Naupliuslarven die Eihülle verlassen *(Euphyllopoda)*. Die Phyllopoden bewohnen zum kleineren Teile das Meer, leben vielmehr vorzugsweise in stehenden Süßwasserlachen, einzelne auch in Salzlachen und sind über alle Weltteile verbreitet.



Fig. 469.
Apus cancriformis. 1/1

1. Unterordnung. *Euphyllopoda.* Phyllopoden mit reich segmentiertem Körper, meist mit Schale. Mit zwei Maxillenpaaren und zehn bis dreißig und mehr Paaren blattförmiger Schwimmfüße.

Die Euphyllopoden gehören fast durchwegs den Binnengewässern an und leben vornehmlich in Süßwasserlachen, nach deren Austrocknung die im Schlamme eingetrockneten Eier entwicklungsfähig bleiben.

Fam. *Branchipodidae.* Körper langgestreckt, ohne Schale. Meist mit elf Thorakalfußpaaren und fußlosem 8—9 gliedrigen Abdomen; Furcalplatten flossenförmig. Kopf scharf abgesetzt mit gestielten Seitenaugen. *Branchipus stagnalis* L. (Fig. 466). *Streptocephalus torvicornis* Waga. Europa. *Artemia salina* L. in Salzlachen. Weit verbreitet. *Polyartemia forcipata* S. Fisch. Mit 19 Thoracalfußpaaren und achtgliedrigem fußlosen Abdomen. In Süßwasserlachen. Arktisch.

Fam. *Apodidae.* Körper von einer flachen Schale bedeckt, die sich in den schildförmigen Vorderrand des Kopfes fortsetzt. Die zusammengesetzten Augen der Mitte genähert und von einer Hautduplikatur überwachsen. Hintere Antennen rudimentär. Dreißig und mehr Beinpaare, von denen das vorderste in drei lange Geißeln ausläuft. Furcalanhänge fadenförmig. *Apus (Triops) cancriformis* Bosc (Fig. 469). *Lepidurus productus* Bosc. Europa.

Fam. *Limnadiidae.* Körper seitlich kompreß, von einer zweiklappigen Schale vollständig umschlossen. Kopf am Scheitel durch eine Incisur gesondert (Fig. 460). Die zusammengesetzten Augen in der Mittellinie zusammengerückt und von einer Hautduplikatur überwachsen. Die hinteren Antennen sind zweiästige Ruder. Hinterleibsende in zwei mit Haken versehene Blätter ausgehend. *Cyzicus (Estheria) tetracerus* Kryn. *(cycladoides* Joly), Europa, Nordafrika. *Limnadia lenticularis* L. *(hermanni* Brongn.). Kopf mit dorsalem kolbenförmigen Anhang. Europa. *Lynceus (Limnetis) brachyurus* Müll. Zweite Maxille rudimentär. Europa.

2. Unterordnung. *Cladocera, Wasserflöhe.* Kleine, seitlich kompresse Phyllopoden, deren Körper sich nur aus wenigen Segmenten aufbaut und bis auf den frei hervorstehenden Kopf meist von einer zweiklappigen Schale umschlossen wird. Hintere Antennen als Ruderarme ausgebildet. Zweite

Maxille rückgebildet. Am Rumpfe vier bis sechs Paare von Blatt- oder Greiffüßen. Kiemensäckchen fehlen zuweilen.

Die Cladoceren lassen sich von Estherialarven mit sechs Beinpaaren ableiten. Die kleineren Männchen erscheinen entweder erst im Herbst oder bei vielen Arten mehrmals im Jahr. So lange die Männchen fehlen, also gewöhnlich im Frühjahr und Sommer, produzieren die Weibchen sog. Sommereier (Subitaneier), die, mit Dotterschollen und Ölkugeln erfüllt und von zarter Dotterhülle umgeben, parthenogenetisch im Brutraume zwischen Schale und Rückenfläche des Muttertieres rasch zur Entwicklung gelangen. In anderen Fällen sind die Sommereier dotterarm; dann findet eine Ausscheidung von Eiweiß zur Ernährung der Embryonen in den Brutraum hinein statt.

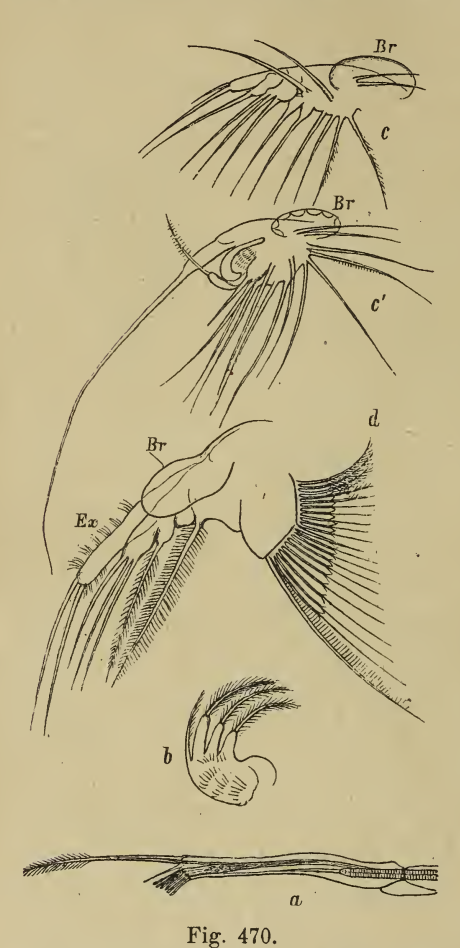


Fig. 470.

a Erste Antenne des Männchens von *Daphnia*. *b* Maxille. *c* Erster Thoraxfuß des Weibchens, *c′* des Männchens. *d* Zweiter Thoraxfuß, *Br* Branchialsäckchen, *Ex* Exopodit (nach Claus).

Zur Zeit, in welcher die Männchen auftreten, produzieren die Weibchen unabhängig von der Begattung sog. Dauer- oder Wintereier, die sich erst nach erfolgter Befruchtung entwickeln und ein Dauerstadium in der Entwicklung besitzen. Die Zahl der hartschaligen Dauereier ist immer eine relativ geringe; dafür aber sind sie durch bedeutenderen Umfang und reicheren Nahrungsdotter von den Sommereiern unterschieden. Die Dauereier werden entweder einzeln abgelegt *(Sida)* oder in ein sog. Ephippium eingeschlossen, eine zur Zeit der Dauereierbildung sich entwickelnde Verdickung der Rückenhaut der Schale mit Luftzellen; das Ephippium wird mit den Wintereiern abgeworfen und bildet einen Schwimmapparat.

Die Cladoceren leben großenteils im süßen Wasser, einzelne Arten auch in tiefen Landseen, im Brackwasser und im Meere. Sie schwimmen hurtig und meist stoßweise in Sprüngen. Einige legen sich mittels der Nackendrüse an; in dieser fixierten Haltung des Körpers sind dann die Schwimmfüße durch Schwingungen zur Herbeistrudelung von kleinen Nahrungskörpern befähigt.

1. Tribus. *Ctenopoda.* Mit sechs blattähnlichen Fußpaaren.

Fam. *Sididae.* Ruderantennen groß mit zahlreichen Borsten. Herz langgestreckt. *Sida crystallina* Müll. Der große Kopf mit umfangreichem Haftorgan. In klaren Wässern. Europa. *Latona setifera* Müll. Mittel- und Nordeuropa. Hier schließt sich an *Holopedium gibberum* Zadd. Das Tier in einer großen klebrigen Hülle eingeschlossen. Europa, Nordamerika.

2. Tribus. *Anomopoda.* Mit fünf bis sechs Brustfußpaaren von verschiedenem Bau, die zwei vorderen Greiffüße.

Fam. *Daphniidae.* Mit fünf Fußpaaren. Vorderantennen des Weibchens klein, nicht oder kaum beweglich (Fig. 468, 470). *Daphnia magna* Straus, *D. pulex* Geer, *D. longispina* Müll., *Scapholeberis mucronata* Müll., *Simocephalus vetulus* Müll., *Ceriodaphnia quadrangula* Müll., *Moina rectirostris* Leydig, *M. brachiata* Jur. Europa.

Fam. *Bosminidae.* Körper kurz, vordere Antennen lang, gebogen, mit Spuren von Gliederung, mit Reihen von Borsten besetzt. *Bosmina longirostris* Müll. Weit verbreitet. Hier schließen sich an *Iliocryptus acutifrons* O. Sars, *Macrothrix laticornis* Jur.

Fam. *Chydoridae.* Kopf mit seitlichem, stark vorspringendem Dache. Schale groß. Hintere Antennen schwach. Mit fünf bis sechs Fußpaaren, die vorderen ohne Kiemenanhänge. Darm mit Schlinge. Leben meist am Boden. *Eurycercus lamellatus* Müll. Mit sechs Beinpaaren. *Alona quadrangularis* Müll., *Peracantha truncata* Müll., *Pleuroxus trigonellus* Müll., *Chydorus sphaericus* Müll. Kosmopolit.

3. Tribus. *Onychopoda.* Mit vier Paaren von Greiffüßen. Die zu einem Brutraum reduzierte Schale umschließt nicht den Körper.

Fam. *Polyphemidae.* Kopf mit großem Komplexauge. Hinterleib oft in einen langen Stil ausgezogen. Kiemen fehlen. *Polyphemus pediculus* L., *Bythotrephes longimanus* Leydig, in Landseen der Schweiz, Österreichs, Skandinaviens. *Podon intermedius* Lillj., Nordsee. *Evadne nordmanni* Lov., Nordsee, Atlant. Oz., Mittelmeer.

4. Tribus. *Haplopoda.* Mit sechs fast zylindrischen Brustfüßen ohne Außenast und Kieme.

Fam. *Leptodoridae.* Abdomen sehr langgestreckt, zylindrisch. Kopf abgesetzt. Weibchen mit kleiner Schale, welche den Brutraum deckt. *Leptodora kindti* Focke (*hyalina* Lillj.). In Landseen Europas.

2. Ordnung. **Ostracoda, Muschelkrebse.**[1])

Kleine, meist seitlich kompresse Crustaceen, mit zweiklappiger, den ganzen Körper umschließender Schale und sieben, als Fühler, Kiefer, Kriech- und Schwimmbeine fungierenden Gliedmaßenpaaren, mit beinförmigem Mandibulartaster und ventral gekrümmter Furca.

---

[1]) Außer Straus-Dürkheim, Fischer, Lilljeborg, Baird, Garbini, Jensen, Woltereck, Faßbinder u. a. vgl. W. Zenker, Monographie der Ostracoden. Arch. f. Naturg. XX. 1854. G. O. Sars, Oversigt af Norges marine Ostracoder. Vid. Selsk. Forh. Christiania 1865. C. Claus, Beiträge zur Kenntnis der Ostracoden. Marburg 1868. Die Halocypriden des atlantischen Ozeans und Mittelmeeres. Wien 1891. Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden. Arb. zool. Inst. Wien X, XI 1893 u. 1895. G. S. Brady, A Monograph of the recent British Ostracoda. Transact. Linn. Soc. London. XXVI. 1868. Ostracoda. Challenger-Rep. I. 1880. O. Nordqvist, Beitrag zur Kenntnis der inneren männlichen Geschlechtsorgane der Cypriden. Acta Soc. Sc. Fenn. XV. Helsingfors 1885. A. Kaufmann, Beiträge zur Kentnis der Cytheriden. Recueil zool. Suisse. III. 1886. G. W. Müller, Die Ostracoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Neapel. XXI. 1894. Deutschlands

Der Leib dieser kleinen Crustaceen entbehrt der Gliederung und liegt vollständig in einer zweiklappigen Schale eingeschlossen, deren Ähnlichkeit mit Muschelschalen zu dem Namen „Muschelkrebse“ Anlaß gegeben hat (Fig. 471). Die Schale ist glatt oder mit leistenartigen oder dornförmigen Fortsätzen versehen und häufig mit Borsten, bei einigen *Cypridiniden* sowie den *Halocyprididen* sehr reich mit Drüsen ausgestattet. Beide oft etwas asymmetrisch entwickelten Schalenhälften stoßen längs der Mittellinie des Rückens zusammen und sind hier durch ein elastisches Ligament miteinander verbunden; auch kann durch eine Schloßbildung eine festere Verbindung hergestellt sein. Dem Bande entgegengesetzt wirkt ein zweiköpfiger Schließ-

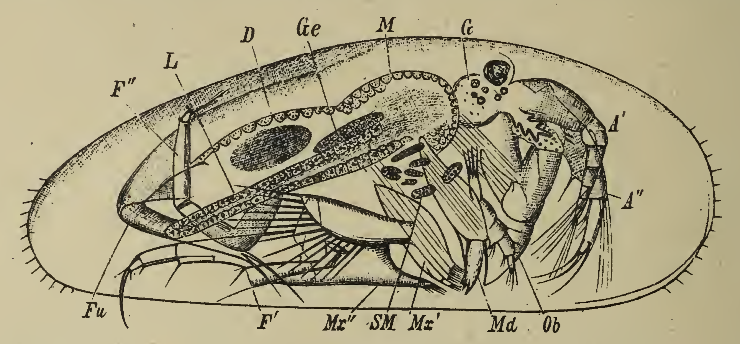


Fig. 471. Noch nicht geschlechtsreifes *Cypris*-Weibchen nach Entfernung der rechten Schalenklappe (nach Claus). $^{90}/_{1}$

A', *A''* die Antennen des ersten und zweiten Paares, *Ob* Oberlippe, *Md* Mandibel mit beinartigem Taster, *Mx'*, *Mx''* die Maxillen des ersten und zweiten Paares, *F'* Kriechfuß, *F''* Putzfuß, *Fu* Furca, *G* Gehirnganglion mit dem unpaaren Auge, vor demselben die Antennendrüse, *SM* Schalenmuskel, *M* Magen, *D* Darm, *L* Leberschlauch, *Ge* Genitalanlage.

muskel, dessen Ansatzstellen an beiden Schalen charakteristische Muskeleindrücke bilden. Die gemeinsame Sehne beider Muskelköpfe liegt ziemlich in der Mitte des Körpers. An beiden Enden und längs der ventralen Seite sind die Ränder der Schalenklappen frei. Bei den marinen *Cypridiniden* und *Halocyprididen* findet sich an denselben eine tiefe Incisur zum Hervortreten der Antennen (Fig. 472). Beim Öffnen der Schalenklappen werden an der Bauchseite mehrere beinartige Gliedmaßenpaare vorgestreckt, die den Körper kriechend oder schwimmend im Wasser fortbewegen. Ebenso tritt das kurze Abdomen hervor, welches entweder mit zwei Furcalgliedern *(Cypris* und *Cythere)*, oder mit einer aus Verschmelzung dieser entstandenen, am Hinterrande mit Haken bewaffneten Platte endet.

Am vorderen Abschnitte des Körpers entspringen die beiden Antennenpaare, die ihrer Verwendung nach zugleich Fühler und Kriech- oder

---

Süßwasserostracoden. Zool. 1900. Ostracoda. Wiss. Ergebn. Deutsche Tiefsee-Exp. VIII. 1906. Ostracoda. Tierr. 31. 1912. A. Ramsch, Die weiblichen Geschlechtsorgane von Cypridina mediterranea. Arb. zool. Inst. Wien. XVI. 1906. L. Lüders, Gigantocypris Agassizii. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1909. A. Bergold, Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der Süßwasserostracoden. Zool. Jahrb. XXX. 1910. C. Müller-Calé, Über die Entwicklung von Cypris incongruens. Ebenda. XXXVI. 1913.

Schwimmbeine sind. Das vordere Paar ist einästig und trägt bei den *Cypridiniden* und *Halocyprididen* große Spürfäden. Die Antennen des zweiten Paares sind das wichtigste Bewegungsorgan. Sie sind bei *Cyprididen* und *Cytheriden* einästig, beinartig und enden mit kräftigen Hakenborsten, mit deren Hilfe sich die Tiere an fremde Gegenstände anklammern und gleichsam vor Anker legen. Bei den ausschließlich marinen *Cypridiniden* und *Halocyprididen* aber ist dieses Gliedmaßenpaar ein zweiästiger Schwimmfuß, an welchen sich auf breiter, triangulärer Basalplatte ein vielgliedriger, mit langen Schwimmborsten besetzer Hauptast und ein rudimentärer, im männlichen Geschlecht stärkerer und mit einem Greifhaken bewaffneter Nebenast anheften.

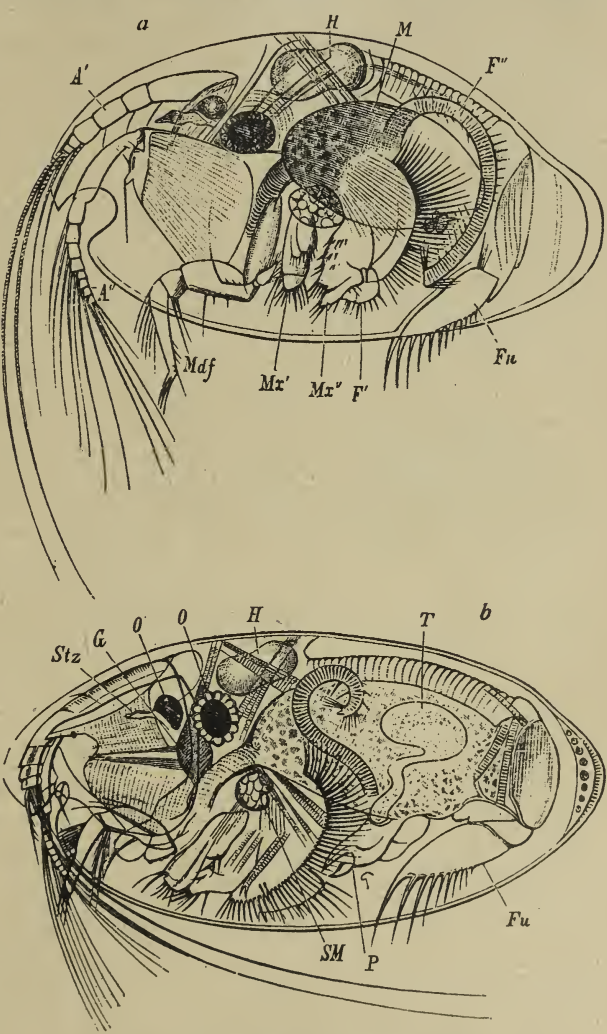


Fig. 472. *Cypridina mediterranea.*

a Weibchen $^{30}/_{1}$, *b* Männchen $^{30}/_{1}$ (nach Claus). *M* Magen, *H* Herz, *SM* Schalenmuskel, *O* paariges Auge, *O'* unpaariges Auge, *G* Gehirn, *Stz* Frontalorgan, *T* Hoden, *P* Begattungsorgan, *A'*, *A''* die beiden Antennen, *Mdf* Mandibularfuß, *Mx'*, *Mx''* die beiden Maxillen, *F'*, *F''* die beiden Fußpaare, *Fu* Furcalplatte

In der Umgebung der Mundöffnung folgen unterhalb und zu den Seiten einer ansehnlichen Oberlippe zwei kräftige Mandibeln mit drei- oder viergliedrigem, beinartig verlängertem Taster (Fig. 461 *b*). Nur ausnahmsweise *(Paradoxostoma)* werden die Mandibeln zu stilettförmigen Stechwaffen und rücken in einen von Ober- und Unterlippe gebildeten Saugrüssel hinein.

Auf die Mandibeln folgen die Unterkiefer (Maxillen des ersten Paares), überall durch vorwiegende Entwicklung ihres Ladenteiles und durch Reduktion des Tasters ausgezeichnet. Bei den *Cyprididen* und *Cytheriden*

trägt der basale Abschnitt des Unterkiefers noch eine große fächerförmige, mit Borsten besetzte Platte, die durch ihre Schwingungen die Atmung begünstigt und morphologisch dem Exopoditen entspricht. Auch an den beiden nachfolgenden Gliedmaßen (des fünften und sechsten Paares), welche bald zu Kiefern, bald zu Beinen umgestaltet sind, kann diese Fächerplatte wiederkehren.

Die Gliedmaße des sechsten Paares ist meist zu einem langgestreckten mehrgliedrigen Kriech- und Klammerfuß geworden, der bei den *Halocyprididen* eine große Fächerplatte trägt. Die Gliedmaße des siebenten Paares erscheint überall beinförmig verlängert, entweder wie die vorausgehende gebildet, oder dorsalwärts emporgerückt, aufwärts gebogen und neben einer kurzen Klaue mit quer abstehenden Endborsten besetzt. Sie dient in letzterem Falle ebenso wie der dem siebenten Gliedmaßenpaare entsprechende lange zylindrische Anhang der *Cypridiniden* als Putzfuß zur Reinhaltung der inneren Schalenhaut.

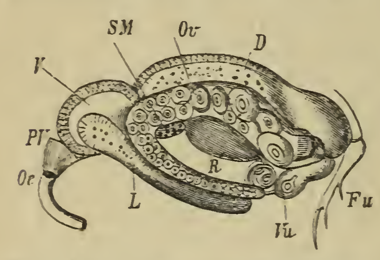


Fig. 473. Darm und Geschlechtsorgane einer weiblichen *Cypris* (nach W. Zenker).

Fu Furca, *Oe* Speiseröhre, *PV* Vormagen, *V* Magen, *D* Darm, *L* Leber, *Ov* Ovarium. *SM* Schalenmuskel, *R* Receptaculum seminis, *Vu* Vulva.

Was das Nervensystem betrifft, besitzen die Ostracoden ein zweilappiges Gehirnganglion und eine Bauchkette mit dichtgedrängten Ganglienpaaren, von denen die beiden vorderen, welche die Mandibeln und Maxillen versorgen, zu einer umfangreichen unteren Schlundganglienmasse verschmolzen sind. Von Sinnesorganen finden sich außer den schon erwähnten Spürfäden meist ein Frontalorgan und ein dreiteiliges Medianauge oder, wie bei den *Cypridiniden*, neben diesen zwei größere zusammengesetzte, halbkugelige und bewegliche Seitenaugen (Fig. 472). Die *Halocyprididen* sind augenlos. In diesen beiden Familien tritt das frontale Sinnesorgan als stabförmiger Stirnzapfen auf.

Der weite, bei den *Cyprididen* mit gezähnten Seitenleisten bewaffnete Mund führt meist in ein durch die Ober- und Unterlippe begrenztes Atrium und dieses in eine enge Speiseröhre mit einem kolbig erweiterten, als Vormagen bezeichneten Abschnitt, auf welchen der weite Magendarm mit zwei langen seitlichen, zwischen die Schalenlamellen hineinreichenden Hepatopankreasschläuchen folgt (Fig. 473). In den übrigen Familien verhält sich der Darm einfacher; ein Vormagen kommt auch den *Cytheriden* zu, und wenn zwei Hepatopankreasschläuche vorhanden sind *(Halocyprididen)*, bleiben sie kurze Säcke, welche nicht in die Schalenduplikatur eintreten. Der After mündet an der Basis des Hinterleibes. Von besonderen Drüsen ist bei *Cythere* das Vorhandensein eines kolbig erweiterten Drüsenschlauches zu erwähnen, dessen Ausführungsgang in einen stachelähnlichen Anhang der hinteren Antennen mündet. Ein sackförmiges, von zwei seitlichen

Ostien durchbrochenes Herz findet sich bei den *Cypridiniden* und *Halocyprididen* dorsal, da, wo die Schale mit dem Tiere zusammenhängt. Zur *Respiration* dient vornehmlich die Oberfläche der zarten inneren Schalenlamelle, an welcher durch die Schwingungen der fächerförmigen Atemplatten eine ununterbrochene Wasserströmung unterhalten wird. Kiemen fehlen an den Gliedmaßen; dagegen findet sich bei *Asterope* in der Nähe des Putzfußes am Rücken eine Doppelreihe von Kiemenblättern. Bei den Süßwassercyprididen ist die hier in die Schale gerückte Antennendrüse (Fig. 471) sowie auch die Kieferdrüse (Schalendrüse) nachgewiesen.

Die Geschlechter sind durchwegs getrennt und durch nicht unmerkliche Differenzen des gesamten Baues unterschieden. Die Männchen besitzen, von der stärkeren Entwicklung der Sinnesorgane abgesehen, an verschiedenen Gliedmaßen, an der zweiten Antenne *(Cypridina)* oder an der zweiten Maxille *(Cypris)*, zum Festhalten des Weibchens dienende Einrichtungen oder auch zugleich ein vergrößertes Beinpaar *(Halocyprididen)*. Häufig ist auch die Schalenform in beiden Geschlechtern verschieden. Dazu kommt überall ein umfangreiches, oft sehr kompliziert gebautes Kopulationsorgan, das auf ein umgestaltetes Gliedmaßenpaar zurückzuführen sein dürfte. Für den männlichen Geschlechtsapparat, der jederseits aus einem kugeligen oder mehreren langgestreckten Hodenschläuchen, den Samenleitern mit paariger oder unpaarer Ausmündung besteht, erscheint bei *Cypris* das Vorhandensein eines sehr eigentümlichen Ejaculationsapparates (sog. Schleimdrüse) sowie die Größe und Form der Samenfäden bemerkenswert. Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen bei *Cypris* aus zwei in die Schalen hineinreichenden Ovarien, zwei Receptacula seminis und ebensoviel Geschlechtsöffnungen, die auf zwei Erhebungen an der Basis des Hinterleibes ausmünden (Fig. 473). Sonst liegen die Ovarien im Hinterleibe. Ihre Ausmündung ist bei *Cytheriden* paarig, bei *Halocyprididen* unpaar. Auch besitzt in beiden Fällen das Receptaculum eine besondere Ausmündung (Begattungsöffnung). Bei *Cypridina*, deren Ovidukte getrennt ausmünden, fehlt ein Receptaculum; das Sperma wird hier in einer Spermatophore angeklebt.

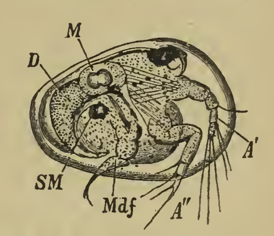


Fig. 474. Nauplius von *Cypris* (nach Claus). ca. $^{200}/_{1}$

M Magen, *D* Darm, *A'*, *A''*, Antennen, *Mdf* Mandibularfuß, *SM* Schalenmuskel.

Die meisten Ostracoden legen Eier, die sie entweder an Wasserpflanzen ankleben *(Cypris)*, oder, wie *Cypridina*, zwischen den Schalen bis zum Ausschlüpfen der Jungen herumtragen. Das Vorkommen parthenogenetischer Entwicklung ist für eine Anzahl von *Cyprididen* nachgewiesen worden. Die Eier vieler Süßwasserostracoden vermögen Trockenheitsperioden zu überdauern. Die ausschlüpfenden Larven von *Cyprididen* und *Cytheriden* sind Naupliusformen, seitlich stark komprimiert und bereits von einer dünnen zweiklappigen Schale umschlossen (Fig. 474). Bei den

übrigen Ostracoden vereinfacht sich die Entwicklung bis zum völligen Ausfall der Metamorphose.

Die Ostracoden leben meist am Grunde des Meeres oder der Süßwässer; manche graben sich in den Schlamm ein. Die meisten schwimmen auch gut. Die *Halocyprididen* leben pelagisch, die *Cytheriden* bewegen sich nur kriechend. *Cypridina, Pyrocypris* besitzen Leuchtdrüsen. Die Ostracoden ernähren sich vorwiegend von tierischen Stoffen. Zahlreiche fossile Formen sind fast aus allen Formationen, jedoch nur in ihren Schalen bekannt geworden.

1. Tribus. *Myodocopa.* Schale mit Rostralincisur. Zweite Antenne zweiästig. Furcaläste breit, lamellös. Herz vorhanden.

Fam. *Cypridinidae.* Mit großen zusammengesetzten Seitenaugen. Kauteil der Mandibel schwach oder ganz verkümmert. Taster beinförmig. Siebente Gliedmaße ein zylindrischer geringelter Anhang (Putzfuß). *Cypridina mediterranea* Costa (Fig. 472). *Pyrocypris chierchiae* G. W. Müll. Ind. Oz. *Gigantocypris agassizi* G. W. Müll. Bis 23 *mm* lang. Westl. v. Zentralamerika. *Asterope mariae* W. Baird (*oblonga* Gr.). Mit jederseits sieben blattförmigen Kiemen am Rücken. Mittelmeer, Atlant. Oz.

Fam. *Halocyprididae.* Augenlos. Schalen drüsenreich. Siebente Gliedmaße stabförmig mit langer Endborste. *Conchoecia spinirostris* Cls. *Halocypris inflata* Dana. Weit verbreitet.

2. Tribus. *Podocopa.* Schale ohne Rostralausschnitt. Zweite Antenne einästig. Furca stabförmig oder rudimentär. Herz fehlt.

Fam. *Cyprididae.* Schale leicht, aber stark. Zwei Beinpare, von denen das hintere schwächere aufwärts nach dem Rücken zu gerichtet ist. Furcalglieder schmal und langgestreckt (Fig. 471). Hoden und Ovarien treten zwischen die Schalenblätter. Männlicher Genitalapparat mit Ejaculationsapparat. *Eucypris fuscata* Jur., Europa, Nordam. *E. ornata* Müll. Europa. *Cypris pubera* Müll., *Cypridopsis vidua* Müll., Europa, Nordam. *Cyprinotus incongruens* Ramdohr. *Notodromas monacha* Müll., *Candona candida* Müll. Europa, Asien, Nordam. Alle Süßwasserbewohner. Marin ist *Pontocypris* O. Sars.

Fam. *Cytheridae.* Schale meist stark verkalkt, mit rauher Skulptur. Drei Beinpaare, von denen das hintere am stärksten entwickelt. Furcalglieder klein, lappenförmig. *Cythere lutea* Müll. Nordmeere und Mittelmeer. *Loxoconcha viridis* Müll. Ostsee, Nordsee. *Cythereis antiquata* W. Baird, *C. jonesi* W. Baird, Nordsee, Mittelmeer. *Paradoxostoma* S. Fisch. Mit stilettförmigen Mandibeln. *Limnocythere inopinata* W. Baird., im Süßwasser, Europa, Kleinasien.

3. Ordnung. **Branchiura, Kiemenschwänze.**[1])

Parasitisch sich ernährende Crustaceen mit schildförmiger Schale, viergliedrigem, gestreckte zweiästige Schwimmfüße tragendem Thorax und zu zwei flossenförmigen kiemenartigen Blättern verbreitertem Abdomen. Mundteile stechend, die beiden Maxillenpaare zu maxillarfußartigen Haftorganen umgestaltet. Die zusammengesetzten Seitenaugen unter die Haut versenkt.

---

[1]) Außer Jurine, Thorell, Bouvier vgl. F. Leydig, Über Argulus foliaceus. Zeitschr. f. wiss. Zool. II. 1850. C. Claus, Über die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Ebendas. XXV. 1875. L. v. Nettovich, Neue Beiträge zur Kenntnis der Arguliden. Arb. zool. Inst. Wien. XIII. 1900. Ch. Br. Wilson, North American Parasitic Copepods of the family Argulidae etc.

Die früher zu den Phyllopoden oder Copepoden eingeordneten Branchiuren bilden eine besondere Ordnung parasitisch sich ernährender Crustaceen, die in ihren Organisationseigentümlichkeiten an Euphyllopoden, Cirripedien, zum Teil auch Copepoden erinnern.

Der Körper (Fig. 475) ist abgeflacht und von einer breiten Schale großenteils überdeckt. Er endet mit zwei flossenförmigen Blättern (Schwanzflosse), die sich vom letzten als Abdomen zu bezeichnenden Körperabschnitt aus entwickeln und die kurzen Furcalglieder zwischen sich einschließen. Die Antennen sind klein, die vorderen mit Hakenplatte versehen. Der Mund liegt bei *Dolops* an einer flachen Papille, die sich bei *Argulus* zu einer rüsselartigen Röhre verlängert. In der von Ober- und Unterlippe gebildeten Mundhöhle finden sich feingesägte Mandibeln und ventral ein unpaarer, als Zunge bezeichneter Wulst. Vor der die Mundhöhle tragenden Röhre entspringt bei *Argulus* ein langer, einziehbarer Stachel, der als Tastorgan zu fungieren scheint. Zu den Seiten des Mundes liegen kräftige Klammerorgane, und zwar ein oberes, den vorderen Maxillen entsprechendes Maxillarfußpaar, das bei *Dolops* als Klammerfuß ausgebildet ist, deren Basalteil bei *Argulus* dagegen unter Verkümmerung des Endabschnittes in eine große Haftscheibe umgebildet erscheint; es folgt ein zweites am Basalabschnitte stark bedorntes Maxillarfußpaar (zweite Maxille). Nun folgen die vier Schwimmfußpaare der Brustregion, bis auf das letzte dorsal in der Regel von den Seiten des Kopfbrustschildes bedeckt. Sie bestehen je aus einem umfangreichen zweigliedrigen Basalabschnitt und zwei schmalen, mit langen Schwimmborsten besetzten Ästen, welche nach Form und Borstenbekleidung den Rankenfüßen der Cirripedien nicht unähnlich sehen und wie diese aus copepodenähnlichen Füßen der Larve ihren Ursprung nehmen. Das an den vorderen Schwimmfüßen auftretende Flagellum entspricht vielleicht einem Epipoditen und fungiert als Putzanhang.

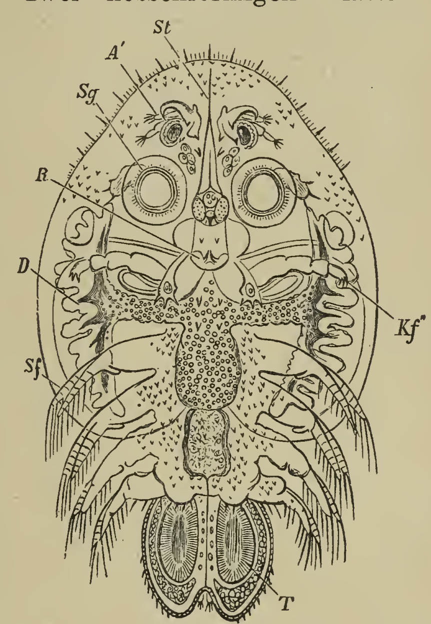


Fig. 475. *Argulus foliaceus*. Junges Männchen (nach Claus). 43/1

A' vordere Antenne, *Sg* Saugnapf am vorderen Kieferfuß, *Kf''* hinterer Kieferfuß, *Sf* Schwimmfüße, *R* Saugröhre, *St* Stachel, *D* Darm, *T* Hoden.

Proc. U. S. Nation. Mus. XXV. Washington 1902. J. Thiele, Beiträge zur Morphologie der Arguliden. Mitth. zool. Mus. Berlin. II. 1904. K. Grobben, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der systematischen Stellung der Arguliden. Sitzgsber. Akad. Wien. CXVII. 1908. F. Maidl, Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues der Branchiurengattung Dolops. Arb. zool. Inst. Wien. XIX. 1912.

Die innere Organisation erinnert mehrfach an die Euphyllopoden. Das Nervensystem zeichnet sich durch die Größe des Gehirns und des aus sechs dichtgedrängten Ganglienknoten zusammengesetzten Bauchmarkes aus. Außer dem Medianauge finden sich die zusammengesetzten Seitenaugen, welche unter die Haut versenkt sind. Am Darmkanal unterscheidet man den Oesophagus, einen weiten, mit zwei seitlichen ramifizierten Ausstülpungen versehenen Magendarm, einen folgenden engeren Dünndarm und den Enddarm, der zwischen den Furcalgliedern ausmündet. An dem im Hinterende des Thorax gelegenen Herzen finden sich zwei seitliche Spaltöffnungen; die bis nach vorn reichende Aorta besitzt an ihrem Ursprung noch eine ventrale Öffnung. Der Respiration dient die gesamte Oberfläche der Schale, insbesondere die sog. Schalenfelder ihrer Ventralwand; auch die von Blut reich durchströmten Blätter der Schwanzflosse kommen als eine Art Kieme in Betracht. Als Exkretionsorgan fungiert die Kieferdrüse. Die Haut weist großen Drüsenreichtum auf.

Die Geschlechter sind getrennt. Das einfache Ovarium liegt im Thorax, die paarigen Hoden in den Blättern der Schwanzflosse; beide münden am letzten Thorakalsegmente. Der Ovidukt ist nur an der einen Seite in Funktion. Beim Weibchen finden sich an der Basis des Abdomens zwei gesondert an Papillen mündende Receptacula seminis. In das Vas deferens mündet eine große Prostatadrüse.

Die kleineren lebhafteren Männchen besitzen an den hinteren Brustfußpaaren eigentümliche Kopulationsanhänge. Die Weibchen kleben die Eier als Laich an fremden Objekten an. Die ausschlüpfenden Jungen durchlaufen eine Metamorphose.

Die Branchiuren ernähren sich parasitisch an der Haut und in der Kiemenhöhle von Fischen. Sie kommen im Süßwasser, einige im Meere vor.

Fam. *Argulidae. Dolops* Aud. *(Gyropeltis* Hell.). Vorderes Kieferfußpaar mit Klaue. Stachel fehlt. *D. longicauda* Hell. An den Kiemen von Salminus brevidens. Brasilien. *Argulus* Müll. Vorderer Kieferfuß zu einem Saugnapf umgestaltet. Stachel vorhanden. *A. foliaceus* L. (Pou des poissons, Baldner), Karpfenlaus, 6—8 *mm* lang. Auf Süßwasserfischen. (Fig. 475.) *A. viridis* Nettovich, auf Cyprinoiden. Europa. *A. coregoni* Thor., auf Salmoniden. Schweden.

4. Ordnung. **Copepoda, Ruderfüßer.**[1])

Crustaceen von gestrecktem, meist wohlgegliedertem Körper, ohne Schale, mit maxillarfußähnlicher zweiter Maxille und einem Maxillarfußpaar, mit Ruderfüßen am Thorax und mit gliedmaßenlosem Abdomen.

---

[1]) Außer O. Fr. Müller, Dana, Burmeister, Baird, Jurine vgl. A. v. Nordmann, Mikrographische Beiträge etc. Berlin 1832. W. Lilljeborg, De crustaceis ex ordinibus tribus: Cladocera, Ostracoda et Copepoda, in Scania occurrentibus. Lund 1853. C. Claus, Die freilebenden Copepoden. Leipzig 1863. Beobachtungen über Lernaeocera, Peniculus und Lernaea. Marburg 1868. Neue Beiträge zur Kenntnis parasitischer Copepoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXV. 1875. G. S. Brady, A Monograph of the free and semiparasitic Copepoda of the British Islands.

Eine vielgestaltige Formengruppe, deren freilebende Glieder sich durch eine konstante Zahl von Segmenten und Gliedmaßenpaaren auszeichnen. Die zahlreichen parasitischen Formen hingegen entfernen sich von der Körpergestalt der freischwimmenden in einer Reihe von Abstufungen und erhalten schließlich eine so veränderte Gestalt, daß sie ohne Kenntnis ihres Baues eher für Schmarotzerwürmer als für Arthropoden gehalten werden können. Indessen lassen sich meist die charakteristischen Ruderfüße, wenn freilich oft in geringer Zahl, als rudimentäre oder umgestaltete Anhänge nachweisen. Beim Mangel der letzteren aber gibt die Entwicklungsgeschichte sicheren Aufschluß über die Copepodennatur.

Den ersten Abschnitt des Körpers bildet ein Cephalothorax, welcher die beiden Antennenpaare, die Mandibeln, die beiden Maxillenpaare sowie das Maxillarfußpaar trägt. Es folgen dann fünf freie Thorakalsegmente mit ebensoviel Ruderfußpaaren, von denen das letzte häufig verkümmert, im männlichen Geschlechte auch oft als Hilfsorgan der Begattung umgestaltet sein kann. Übrigens kann sowohl das fünfte Fußpaar, als das entsprechende Thorakalsegment ganz hinwegfallen. Häufig verschmilzt das erste Thorakalsegment, dessen Fußpaar nicht selten abweichend gestaltet ist, mit dem Cephalothorax, so daß nur vier freie Thorakalsegmente vorhanden sind (Fig. 476). Das Abdomen besteht ebenso wie die Brust aus fünf Segmenten, entbehrt der Gliedmaßen und endet mit zwei gabelig auseinanderstehenden Gliedern (Furca), an deren Spitze mehrere lange Borsten aufsitzen. Am weiblichen Körper sind die zwei oder drei ersten Abdominalsegmente verschmolzen. Sehr häufig erfährt das Abdomen, vornehmlich bei den parasitischen Formen, eine bedeutende Reduktion.

London 1878—1880. Steenstrup et Lütken, Bidrag til Kundskab om det aabne Havs Snyltekrebs og Lernaeer. Kjöbenhavn 1861. C. Heider, Die Gattung Lernanthropus. Arb. zool. Inst. Wien. II. 1879. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Ebenda. III. 1881. M. Hartog, The Morphology of Cyclops and the Relations of the Copepoda. Transact. Linn. Soc. London. 1888. J. Richard, Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des Copépodes libres d'eau douce. Ann. science natur. 1891. E. Canu, Les Copépodes du Boulonnais. Travaux Labor. Zool. Wimereux. 1892. W. Giesbrecht, Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel. Berlin. 1892. Die Asterocheriden des Golfes von Neapel. Berlin 1899. H. J. Hansen, The Choniostomatidae. Kopenhagen 1897. D. Pedaschenko, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis (russ.). Trav. Soc. Natur. St. Pétersbourg 1898. O. Schmeil, Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. Bibl. Zoolog. 1892—1898. W. Giesbrecht u. O. Schmeil, Copepoda. Tierr. 6. Lfg. 1898. A. Malaquin, Le parasitisme évolutif des Monstrillides. Arch. zool. expér. 1901. A. Steuer, Mytilicola intestinalis. Arb. zool. Inst. Wien. XV. 1903. J. Mc. Clendon, On the development of parasitic Copepods. Biol. Bull. Woods Holl. XII. 1907. G. O. Sars, An account of the Crustacea of Norway, vol. IV. V. VI. Copepoda. Bergen 1903—1914. T. u. A. Scott, British Parasitic Copepoda. 2 vols. London 1913. K. Fuchs, Die Keimblätterentwicklung von Cyclops viridis. Zool. Jahrb. XXXVIII. 1914. Vgl. ferner die Schriften von Gruber, Kröyer, Heller, Metzger, Kerschner, Urbanowicz, C. B. Wilson, Oberg, J. Plenk u. a.

Die vorderen, meist vielgliedrigen, stets einästigen Antennen sind Träger von Spürborsten und dienen bei den freischwimmenden Formen zur Lokomotion, im männlichen Geschlechte häufig als Greifarme zum Fangen und Festhalten des Weibchens während der Begattung (Fig. 477). Die hinteren Antennen bleiben durchwegs kürzer, tragen nicht selten noch beide Äste und sind bei den parasitischen Formen als Klammerorgane ausgebildet (Fig. 485). Von Mundwerkzeugen liegen unterhalb der Oberlippe zwei bezahnte, meist tastertragende Mandibeln (Fig. 461 *a*), die bei den freilebenden Copepoden als Kauorgane fungieren, bei den parasitischen aber, in der Regel zu spitzen stilettförmigen Stäben umgebildet, zum Stechen benutzt werden; in diesem Falle rücken sie meist in eine durch Vereinigung der Oberlippe und Unterlippe gebildete Saugröhre. Das auf die Mandibeln folgende erste Maxillenpaar (Fig. 478) besitzt in der Regel mehrere Laden und einen Taster, oft auch einen Epipodialanhang (Fig. 462 *a*), verkümmert aber bei den Schmarctzerkrebsen zu kleinen tasterartigen Höckern, welche außerhalb der Saugröhre liegen. Die beiden folgenden (auch als innerer und äußerer Maxillarfuß bezeichneten) Gliedmaßen, die zweite Maxille und der Maxillarfuß, dienen sowohl zum Ergreifen der Nahrung (Fig. 478), als vornehmlich bei den

Fig. 476. Weibchen von *Cyclops fuscus (coronatus)*. Rückenansicht (nach Claus). 18/1
A', *A''* erste und zweite Antenne, *D* Darm, *OvS* Eiersäckchen.

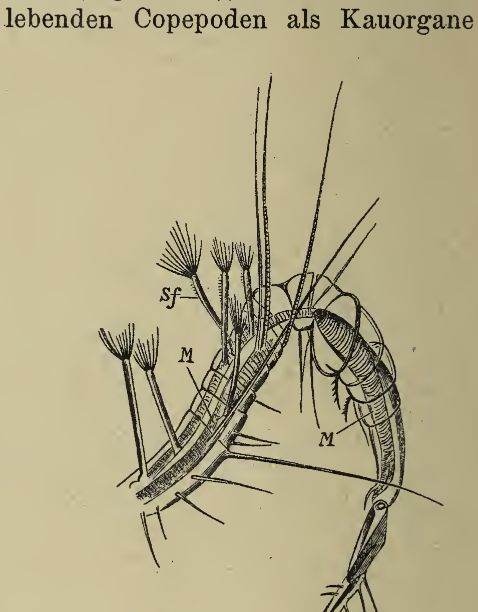


Fig. 477. Männliche erste Antenne von *Cyclops serrulatus* (nach Claus).
Sf Spürborsten, *M* Muskel.

Schmarotzerkrebsen zum Anklammern (Fig. 483). Alle Gliedmaßen des Cephalothorax mit Ausnahme der ersten Antenne fehlen den *Monstrillidae*.

Die Ruderfüße der Brust bestehen aus einem zweigliedrigen Basalabschnitte und aus zwei dreigliedrigen, mit Borsten besetzten Ästen, welche, breiten Ruderplatten vergleichbar, das sprungweise Fortschnellen im Wasser bewirken (Fig. 479). Doch sind sie oft rudimentär oder umgestaltet.

Das Nervensystem besteht aus dem Gehirn und einer gegliederten Bauchganglienkette, die seltener sich zu einer gemeinsamen unteren Schlundganglienmasse konzentriert. Von Sinnesorganen ist das mediane dreiteilige Stirnauge (Naupliusauge) ziemlich allgemein verbreitet, während das paarige zusammengesetzte Auge nachweisbar rückgebildet ist. Außer den Tastborsten kommen Spürborsten an den vorderen Antennen vornehmlich im männlichen Geschlechte vor (Fig. 477).





Fig. 478. Mundteile von *Cyclops* (nach Claus). *M* Mandibel, *Mx* 1. Maxille, *Kf'* 2 Maxille, *Kf''* Maxillarfuß.

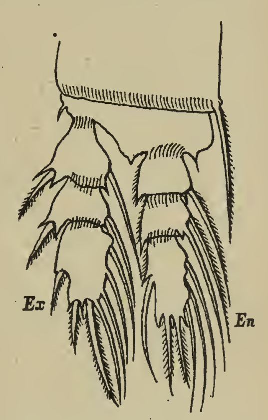


Fig. 479. Ruderfuß von *Cyclops* (nach Claus). *En* Innenast. *Ex* Außenast.

Der Darmkanal zerfällt in eine kurze Speiseröhre, einen weiten, zuweilen mit zwei Blindschläuchen beginnenden Magendarm und einen engen Enddarm, der am letzten Abdominalsegmente etwas dorsalwärts ausmündet. Die Respiration wird durch die gesamte Hautoberfläche vermittelt. Kiemen fehlen. Als Kreislaufsorgan tritt bei *Calaniden*, *Centropagiden* und *Pontelliden* im Vorderteile des Thorax ein kurzes sackförmiges Herz auf, das sich auch in eine Aorta fortsetzen kann (Fig. 480). Häufig fehlt es und regelmäßige Schwingungen des Darmes *(Cyclops, Achtheres)* ersetzen es funktionell. Ein eigenartiges System von im ganzen Körper verästelten, gegen die Leibeshöhle vollkommen geschlossenen Gefäßen, die eine rötliche Blutflüssigkeit enthalten, findet sich bei einigen parasitischen Formen (*Lernanthropus*, *Mytilicola* u. a.).

Als Exkretionsorgan fungiert die Kieferdrüse (Schalendrüse); häufig scheinen Teile des Darmes die Funktion von Harnorganen zu übernehmen. Einzellige Hautdrüsen sind sehr verbreitet. Von bestimmten Drüsenzellen der Haut wird auch bei einzelnen leuchtenden Copepoden *(Pleuromamma, Heterorhabdus, Oncaea* u. a.) der Leuchtstoff ausgeschieden.

Die Copepoden sind getrennten Geschlechtes. Beiderlei Geschlechtsorgane liegen im Cephalothorax und in den Brustsegmenten und bestehen

aus einer unpaaren oder paarigen Geschlechtsdrüse, deren paariger oder unpaarer Ausführungsgang am ersten Segmente des Hinterleibes mündet. Fast regelmäßig machen sich in Form und Bildung verschiedener Körperteile Geschlechtsunterschiede geltend, welche bei einigen Schmarotzerkrebsen *(Chondracanthiden, Lernaeopodiden)* zu einem höchst auffallenden Dimorphismus führen (Fig. 483, 484). Die Männchen sind kleiner und leichter beweglich, die vorderen Antennen und die Füße des letzten Paares werden zu akzessorischen Kopulationsorganen, indem sich jene zum Festhalten des Weibchens, diese zum Ankleben der Spermatophoren umgestalten. Die letzteren bilden sich

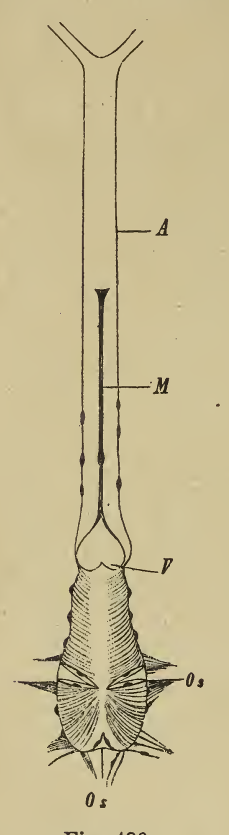


Fig. 480.
Herz von *Eucalanus (Calanella)*.
A Aorta, *M* Muskel, *Os* venöse Ostien, *V* Klappen am arteriellen Ostium.

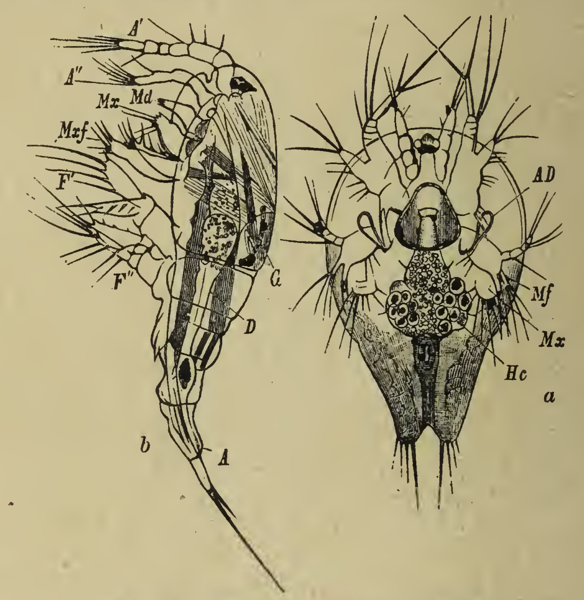


Fig. 481. Metamorphose von *Cyclops*.
a Metanauplius von *Cyclops serrulatus*. *b* Erstes Copepodidstadium (nach Claus). *A'*, *A''* erste und zweite Antenne, *AD* Antennendrüse, *Mf* Mandibularfuß, *Md* Mandibel, *Mx* erste Maxille, *Mxf* Maxillarfuß, *F'*, *F''* erster und zweiter Ruderfuß, *A* After, *D* Darm, *G* Genitalanlage, *Hc* Harnkonkremente in den Darmzellen.

innerhalb der Samenleiter vermittels eines Sekretes, das in der Umgebung der Samenmasse zu einer festen Hülle erstarrt. Die Weibchen tragen meist die Eier in paarigen oder unpaaren Säckchen am Abdomen mit sich herum; sie besitzen am Endabschnitte des Oviducts Drüsenzellen oder eine gesonderte Kittdrüse, deren Absonderungsprodukt zugleich mit den Eiern austritt und die erstarrende Hülle der Eiersäckchen liefert. Bei einigen *Calaniden* werden die Eier einzeln abgelegt, bei den *Notodelphyiden* in einem dorsalen, durch eine Hautduplikatur gebildeten Brutraum aufgenommen. Während der Begattung, die nur eine äußere Vereinigung beider

Geschlechter bleibt, klebt das Männchen dem Weibchen eine oder mehrere Spermatophoren am Genitalsegment, und zwar an besonderen Öffnungen an, durch welche die Samenkörper in ein Receptaculum seminis übertreten und die Eier während ihres Austrittes in die sich bildenden Eiersäckchen befruchten.

Die Entwicklung beruht auf einer (bei vielen Schmarotzerkrebsen rückschreitenden) Metamorphose. Die Larven schlüpfen als *Nauplius* (Fig. 465) aus.

Die Veränderungen, welche die Larven mit dem weiteren Wachstume erleiden, knüpfen an mehrfach aufeinanderfolgende Abstreifungen der Cuticula und beruhen im wesentlichen auf einem terminalen Wachstume des Leibes und dem Hervorsprossen neuer Gliedmaßen. Schon das nachfolgende Larvenstadium (Fig. 481 *a*) weist hinter den drei ursprünglichen, zu den Antennen und Mandibeln werdenden Gliedmaßenpaaren ein viertes Paar, die späteren ersten Maxillen, auf; in einem späteren Stadium sind vier neue Gliedmaßenpaare angelegt, von denen die zwei vorderen der zweiten Maxille und den Kieferfüßen, die zwei letzten Paare den Anlagen der vorderen Ruderfüße entsprechen. Auf diesem Stadium (*Metanauplius*) (Fig. 482) erscheint die Larve noch immer naupliusähnlich und erst nach einer nochmaligen Häutung geht sie in die erste copepodenähnliche Form (*Copepodidform*) über. Diese gleicht im Habitus auch der Fühler und Mundteile dem ausgewachsenen Tiere, wenngleich die Zahl der Gliedmaßen und Segmente eine geringere ist (Fig. 481 *b*). Die beiden Gliedmaßenpaare des Thorax sind kurze zweiästige Ruderfüße, zu denen auch die Anlagen des dritten und vierten Ruderfußes in Form mit Borsten besetzter Wülste hinzugekommen sind. Der Leib besteht jetzt aus dem ovalen Kopfbruststück, dem zweiten bis vierten Thorakalsegment und einem langgestreckten Endgliede mit der Furca.

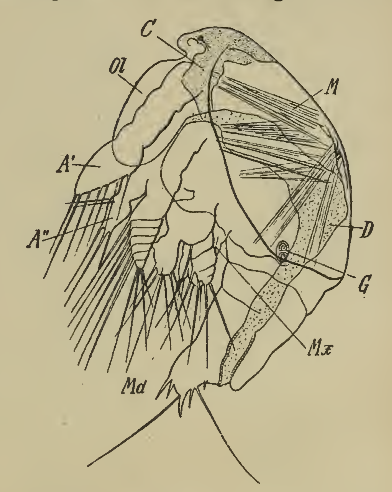


Fig. 482. Metanauplius von *Calanus finmarchicus (Cetochilus septentrionalis)* (nach Grobben). 90/1
C Cerebralganglion, *Ol* Oberlippe, *A'* erste, *A''* zweite Antenne, *Md* Mandibel, *Mx* erste Maxille, *M* Muskeln, *D* Darm, *G* Genitalanlage.

Viele parasitische Copepoden, z. B. *Lernanthropus, Chondracanthus,* gelangen über diese Stufe der Leibesgliederung nicht hinaus und erhalten weder die Schwimmfüße des dritten und vierten Paares, noch ein weiteres, vom stummelförmigen Abdomen gesondertes Brustsegment; andere, wie z. B. *Achtheres,* sinken durch den späteren Verlust der beiden vorderen Schwimmfußpaare auf eine noch tiefere Formstufe zurück (Fig. 483). Bei *Herpyllobius* entbehrt der kugelige Körper aller Extremitäten.

Die freilebenden und auch viele parasitische Copepoden durchlaufen mit den noch folgenden Häutungen eine Reihe von Entwicklungsstadien, an welchen die noch fehlenden Segmente und Gliedmaßen hervortreten und die bereits vorhandenen Extremitäten eine reichere Gliederung erfahren. Viele Schmarotzerkrebse überspringen indessen die Entwicklungsreihe der Metanaupliusformen, indem der Nauplius alsbald nach seinem Ausschlüpfen die Cuticula abwirft und bereits in der jüngsten Copepodidform mit Klammerantennen und stechenden Mundwerkzeugen erscheint (Fig. 483). Sie durchlaufen schon von diesem Stadium an eine regressive Metamorphose, indem sie sich als Parasiten an ein Wohntier anheften, an ihrem unförmig auswachsenden Leibe die Gliederung mehr oder minder vollständig, auch die Ruderfüße verlieren und selbst das ursprünglich vorhandene Auge rückbilden *(Lernaeopodiden).* Die Männchen aber bleiben in solchen Fällen oft zwergartig klein und sitzen dann (häufig in mehrfacher Zahl) in der Nähe der Geschlechtsöffnung am weiblichen Körper angeklammert fest (Fig. 484). Bei den *Lernaeen* schwimmen die sehr kleinen cyclopsförmigen Männchen mittels ihrer vier Schwimmfußpaare frei herum; die Weibchen sind im Begattungsstadium jenen ähnlich gestaltet und erfahren erst nach der Begattung als Parasiten die bedeutende Größenzunahme und Umgestaltung ihres Leibes (Fig. 485).

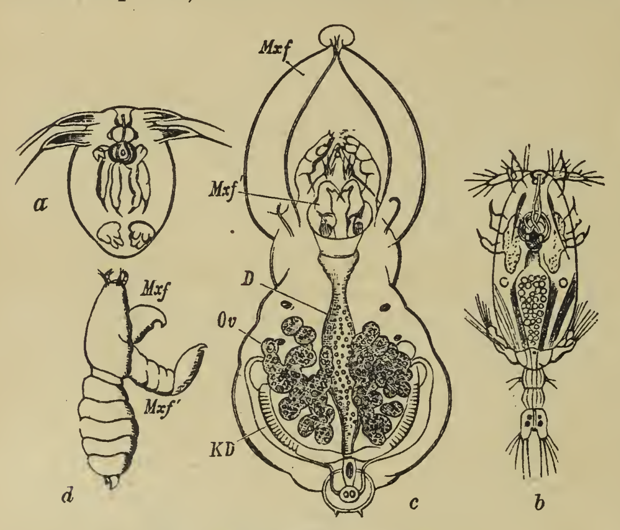


Fig. 483. *Achtheres percarum.*

a Naupliusform. — *b* Larve im jüngsten Copepodidstadium. — *c* Weibchen von der Bauchseite gesehen. $^{16}/_1$ *D* Darm, *KD* Kittdrüsen, *Mxf* zweite Maxille, *Mxf'* Maxillarfuß, *O* Ovarium. — *d* Männchen in seitlicher Lage ca. $^{30}/_1$ (*a—c* nach Claus, *d* nach Nordmann).

Sehr eigentümlich ist die Entwicklung der im geschlechtsreifen Zustande pelagisch lebenden *Monstrilliden,* welche des Darmes und der zweiten Antennen sowie aller Mundgliedmaßen entbehren. Der Nauplius heftet sich an sedentären Polychaeten fest und dringt unter Verlust der Naupliusgliedmaßen in das Blutgefäßsystem derselben ein, wo er alle weiteren Entwicklungsstadien durchläuft. Seine Ernährung erfolgt hier vermittels der wieder hervorgesprossenen zweiten Antennen und zuweilen auch Mandibeln, die sich zu langen tentakelartigen Anhängen ausbilden, vergleichbar den Wurzelausläufern von Rhizocephalen. Zu geschlechtsreifer Form herangewachsen, verlassen die *Monstrillen* nach Verlust der tentakelartigen An-

hänge das Wirtstier, werden pelagisch, gehen aber, unfähig, sich selbst zu ernähren, in kurzer Zeit nach Ablage der Geschlechtsprodukte zugrunde. Auch eine Schnecke *(Odostomia)* wurde als Wirtstier von Monstrillalarven bekannt.

Die Copepoden leben entweder frei oder parasitisch; die meisten gehören dem Meere, viele dem Süßwasser an. Die freilebenden Formen treten

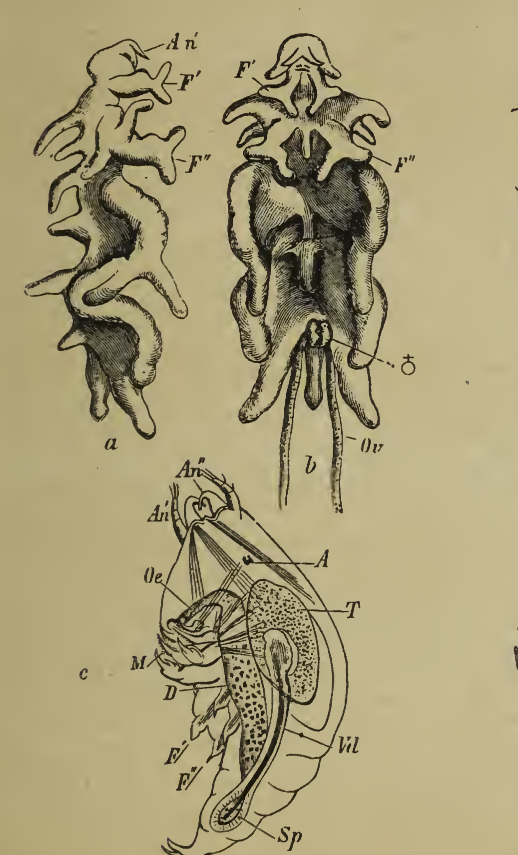


Fig. 484. *Chondracanthus lophii (gibbosus).*
a Weibchen in seitlicher Lage, *b* von der Bauchfläche mit anhaftendem Männchen ♂ $^6/_1$. — *c* Männchen stark vergr. (nach Claus). *An'* vordere, *An''* hintere Antennen, *F'*, *F''* die beiden Fußpaare, *A* Auge, *D* Darm, *M* Mundteile, *Oe* Oesophagus, *T* Hoden, *Vd* Samenleiter, *Sp* Spermatophorensack, *Ov* Eierschläuche.

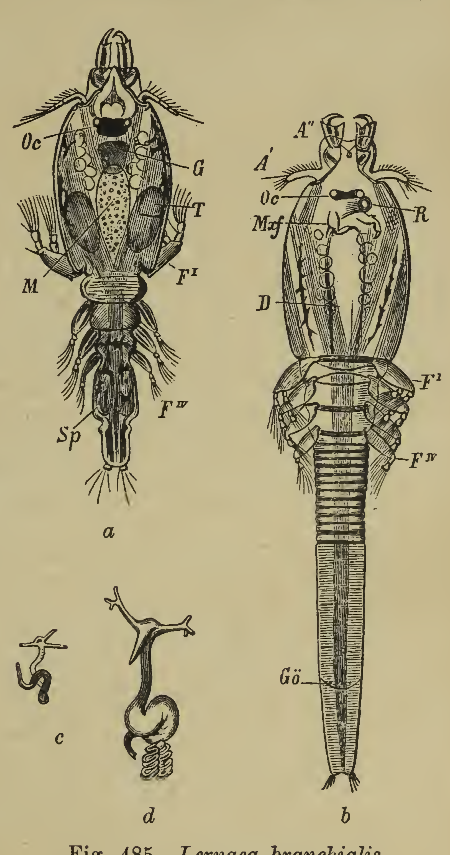


Fig. 485. *Lernaea branchialis.*
a Männchen (von zirka 2—3 *mm* Länge). *Oc* Auge, *G* Gehirn, *M* Magen, F^I bis F^{IV} die vier Schwimmfußpaare, *T* Hoden, *Sp* Spermatophorensack. — *b* Weibchen (im Begattungsstadium, 5—6 *mm* lang). *A'*, *A''* die beiden Antennenpaare, *R* Rüssel, *Mxf* zweite Maxille, *D* Darm, *Gö* Anlage der Genitalöffnungen. — *c* In der Metamorphose begriffenes Weibchen nach der Begattung. — *d* Dasselbe mit Eiersäckchen $^1/_1$ (nach Claus).

oft in großen Scharen auf und bilden neben den Daphniden die Nahrung vieler Fische. An diese Formen schließen sich jene an, welche noch frei umherschwimmen und nur gelegentlich parasitieren *(Corycaeiden).* Die Schmarotzer finden sich an den Kiemen, in der Rachenhöhle oder an der Haut von Fischen, wie auch an oder in wirbellosen Tieren. Die meisten sind mittels ihrer zu Klammerorganen ausgebildeten zweiten Antennen und

Maxillarfüße befestigt, manche teilweise *(Lernaeen)* oder vollständig *(Philichthys)* eingebohrt.

Von den Süßwassercopepoden bildet *Diaptomus* Dauereier, Cyclopiden und Harpacticiden vermögen im Jugendzustand und als Geschlechtstiere eine Trockenperiode zu überdauern.

Fam. *Calanidae.* Vordere Antennen sehr lang, im männlichen Geschlechte nur durch reichere Ausstattung mit Spürborsten ausgezeichnet. Hintere Antennen zweiästig. Herz vorhanden. *Calanus finmarchicus* Gunn. *(Cetochilus septentrionalis* Goods.), *Eucalanus attenuatus* Dana (*Calanella mediterranea* Cls.), *Euchaeta marina* Prestand. Marin, weit verbreitet.

Fam. *Centropagidae.* Calanidenähnlich. Von den vorderen Antennen des Männchens die eine (meist rechte) zu einem Greiforgan umgestaltet. Herz vorhanden. *Centropages typicus* Kröy. Atl. Oz., Mittelmeer. Europ. Süßwasserformen sind: *Diaptomus castor* Jur., *D. vulgaris* Schmeil (*coeruleus* S. Fisch.). In Tümpeln und Teichen. *Heterocope saliens* Lillj., in Seen. *Temora stylifera* Dana (*armata* Cls.), Atl. Oz., Mittelmeer. *Eurytemora velox* Lillj. In Seen, aber auch im Meere. *Pleuromamma (Pleuromma) gracilis* Cls. *Heterorhabdus (Heterochaeta) spinifrons* Cls. Mittelmeer, Atl. u. Still. Oz.

Fam. *Pontellidae.* Außer dem Medianauge sind zwei dorsale Augen vorhanden. Mit Herz. *Pontella mediterranea* Cls. Mittelmeer. *Anomalocera patersoni* Templ. Mittelmeer, Atl. u. Still. Oz.

Fam. *Cyclopidae.* Meist Süßwasserbewohner, ohne Herz. Antennen des zweiten Paares einästig. Mandibulartaster verkümmert (Fig. 478). Füße des fünften Paares in beiden Geschlechtern rudimentär. Beim Männchen beide Antennen des ersten Paares zu Greifarmen umgebildet. Das Weibchen bildet zwei Eiersäckchen. *Oithona plumifera* W. Baird. Atl. Oz., Mittelmeer. *Cyclops fuscus* Jur. (*coronatus* Cls.) (Fig. 476). *C. serrulatus* S. Fisch., *C. strenuus* S. Fisch., *C. viridis* Jur. Im Süßwasser Mitteleuropas.

Fam. *Harpacticidae.* Körper mehr walzenförmig. Die ersten Antennen kurz, beim Männchen beide zu Greiforganen umgestaltet. Das Kieferfußpaar mit Greifhaken. Erstes Fußpaar meist modifiziert. Herz fehlt. Weibchen bildet meist ein Eiersäckchen. *Euterpe acutifrons* Dana, Atl. Oz., Mittelmeer. *Harpacticus chelifer* Müll., Nordsee. *Canthocamtus staphylinus* Jur., *C. minutus* Cls., beide im Süßwasser.

Fam. *Monstrillidae.* Pelagische Formen ohne Darm. Der Mund führt in ein kurzes blindgeschlossenes Oesophagusrohr. Zweite Antennen sowie alle Mundgliedmaßen fehlen. Die Larven entwickeln sich parasitisch im Blutgefäßsystem sedentärer Polychaeten, auch in einer Schnecke *(Odostomia). Haemocera danae* Clap. Atl. Oz. Entwicklung in Salmacina dysteri. *H. filogranarum* Mlqn. Atl. Oz., Entwicklung in Filograna implexa. *Monstrilla anglica* Lubb. Nordsee. *M. helgolandica* Cls. Nordsee. Entwicklung in Odostomia rissoides. *Thaumaleus claparedi* Giesbr. Mittelmeer.

Fam. *Notodelphyidae.* Körper wie bei den Cyclopiden gebaut. Die hinteren Antennen sind Klammerantennen. Die beiden letzten Thorakalsegmente von einer dorsalen Duplikatur überdeckt, welche einen Brutbehälter zur Aufnahme der Eier bildet. Leben in dem Kiemensacke von Ascidien. *Notodelphys agilis* Allm. *Notopterophorus (Doropygus) elongatus* Costa. *Ascidicola rosea* Thor.

Fam. *Corycaeidae.* Körper in beiden Geschlechtern oft auffallend verschieden. Vordere Antennen kurz, in beiden Geschlechtern gleich, die hinteren mit Klammerhaken. Mundteile zum Stechen eingerichtet. Das Auge in einen medianen Teil und zwei Seitenaugen gesondert. Leben teilweise als temporäre Parasiten. *Sapphirina ovatolanceolata* Dana, *S. gemma* Dana (*fulgens* Cls.). Die Männchen sind durch Farbenschiller ausgezeichnet und schwimmen frei umher, während die Weibchen teilweise in Salpen sich aufhalten. Mittelmeer. *Copilia vitrea* H., *C. mediterranea* Cls.

Atl. Oz., Mittelmeer, Ind. Oz. *Corycaeus elongatus* Cls. Mittelmeer. *C. anglicus* Lubb. Nordsee. Hier schließt sich *Oncaea* Phil. an.

Fam. *Ergasilidae.* Der cyclopsähnliche Körper mehr oder minder bauchig aufgetrieben. Hintere Antennen sehr lange kräftige Klammerfüße. Mundteile stechend, ohne Saugschnabel. *Ergasilus sieboldi* Nordm. An den Kiemen von Cyprinoiden.

Fam. *Chondracanthidae.* Körper gestreckt, oft ohne deutliche Gliederung und mit zipfelförmigen Auswüchsen. Hinterleib stummelförmig. Die beiden vorderen Ruderfußpaare sind rudimentär oder zweizipflige Lappen, die übrigen fehlen. Ohne Saugrüssel. Mandibeln sichelförmig. Die birnförmigen Männchen zwergartig klein, oft zu zweien am weiblichen Körper befestigt. *Chondracanthus lophii* Johnst. *(gibbosus* Kröy.) auf Lophius (Fig. 484), *C. cornutus* Müll., auf Schollen.

Fam. *Asterocheridae (Ascomyzontidae).* Körper cyclopsähnlich, jedoch mehr oder minder schildförmig verbreitert. Mandibeln stilettförmig, in einem langen Rüssel gelegen. Zweite Maxille und Kieferfuß mit Fanghaken. Vier zweiästige Schwimmfußpaare. Ernähren sich parasitisch, vermögen aber den Wirt zu wechseln. *Asterocheres lilljeborgi* Boeck, auf Cribrella sanguinolenta. *A. suberitis* Giesbr., auf Suberites domuncula. *A. violaceus* Cls., an Seeigeln. Mittelmeer. *Dyspontius* Thor.

Fam. *Caligidae.* Körper flach, mit schildförmigem Cephalothorax. Abdomen mit umfangreichem, namentlich im weiblichen Geschlechte aufgetriebenem Genitalsegment, in seinem hinteren Abschnitte reduziert. Vordere Antennen am Grunde mit dem Stirnrande verwachsen. Mit Saugröhre und stilettförmigen Mandibeln. Vier zweiästige Ruderfußpaare ermöglichen eine rasche Schwimmbewegung. Eierschläuche schnurförmig. Leben an den Kiemen und der Haut meist von Seefischen. *Caligus rapax* M. E., auf verschiedenen Seefischen. *C. lacustris* Stp. et Ltk. An den Kiemen von Süßwasserfischen. *Lepeophtheirus pectoralis* Müll. An Schollen. *Cecrops latreillei* Leach, auf Orthagoriscus.

Fam. *Dichelestiidae.* Körper langgestreckt. Thoraxsegmente gesondert und ansehnlich groß. Genitalsegment des Weibchens zuweilen sehr lang. Abdomen meist rudimentär. Saugrüssel in der Regel lang. Die hinteren Thorakalfüße meist schlauchförmig oder rudimentär. *Dichelestium oblongum* Abildg. (*sturionis* Herm.), an den Kiemen des Störs. *Lamproglena pulchella* Nordm., an den Kiemen von Cyprinoiden. *Lernanthropus gisleri* Bened., an den Kiemen von Sciaeniden. *L. kröyeri* Bened., an den Kiemen von Morone. *Mytilicola intestinalis* Steuer, im Darm der Miesmuschel. Adria.

Fam. *Lernaeidae.* Körper des Weibchens stab- oder wurmförmig gestreckt, ungegliedert, mit Fortsätzen und Auswüchsen am Kopfe. Mundteile stechend mit Saugröhre. Vier Paare sehr kleiner Schwimmfüße oder Reste derselben. Männchen und Weibchen von Lernaea im Begattungsstadium frei umherschwimmend. Die Weibchen sitzen mit ihrem Vorderkörper eingebohrt an Fischen fest. *Lernaeocera cyprinacea* L., an Cyprinoiden. *Lernaea branchialis* L. (Fig. 485), an Gadusarten. *Penella sagitta* L., auf Lophius.

Eine besondere Familie bilden die *Philichthyidae. Philichthys xiphiae* Steenstr. Lebt in dem Sinus der Stirnbeine von Xiphias.

Fam. *Lernaeopodidae.* Körper in Kopf und Thorax abgesetzt, mit rudimentärem Hinterleib. Mundteile stechend mit Saugröhre. Die zweiten Maxillen von bedeutender Größe, vereinigen sich an ihrer Spitze beim Weibchen zur Herstellung eines Haftapparates, der eine dauernde Fixierung herbeiführt. Schwimmfüße fehlen. Die mehr oder minder zwergartigen Männchen mit großen und freien Klammermaxillarfüßen, ebenfalls ohne Ruderfüße. *Achtheres percarum* Nordm. (Fig. 483), an den Kiemen des Barsches und Zanders. *Lernaeopoda elongata* Grant, auf Haifischen. *Tracheliastes polycolpus* Nordm., an den Flossen von Cyprinoiden. *Basanistes huchonis* Schrank, auf dem Huchen. *Clavella (Anchorella) uncinata* Müll., auf Gadusarten.

Fam. *Choniostomatidae (Sphaeronellidae).* Körper halbkugelig, Abdomen rudimentär. Der von einer Trichtermembran umgebene Mund an einem konischen Rüssel gelegen. Mundteile stechend. Die zweiten Maxillen und Maxillarfüße sind Greiffüße. Thoraxfüße rudimentär, in zwei Paaren vorhanden oder fehlend. Männchen viel kleiner. Leben parasitisch auf Malacostraken. *Sphaeronella leuckarti* Sal. An einem Amphipoden (Microdeutopus). Neapel. *Choniostoma mirabile* H. J. Hans. In den Kiemenhöhle von Hippolyte gaimardi, Karasee. Vielleicht schließt sich hier an *Herpyllobius arcticus* Stp. et Ltk. Körper kugelig, ohne Extremitäten. Auf Polynöiden. Grönland.

5. Ordnung. **Cirripedia,**[1]) **Rankenfüßer.**

Festsitzende, größtenteils hermaphroditische Crustaceen. Körper undeutlich gegliedert, von einer mantelförmigen, meist verkalkte Schalenstücke aufweisenden Schale umschlossen, in der Regel mit sechs Paaren von Rankenfüßen.

Die Cirripedien wurden wegen der Ähnlichkeit ihrer Schale mit Muscheln für Mollusken gehalten, bis die Entdeckung der Larven durch Thompson und Burmeister ihre Zugehörigkeit zu den Crustaceen unzweifelhaft machte. Das Tier ist mit dem Vorderende des Kopfes, das bei den *Lepadiden* zu einem Stiel verlängert ist, festgeheftet (Fig. 486 *a*). Die Befestigung erfolgt mittels des erhärteten Sekretes der Zementdrüse, welche an dem vorletzten saugnapfartig erweiterten Gliede der kleinen vorderen Antennen ausmündet. Nur bei den *Ascothoracida* findet die Befestigung mittels der Antennen nicht statt und es bleibt der Kopf frei. Der

---

[1]) Außer Thompson, Burmeister vgl. Ch. Darwin, A. monograph of the Sub-Class Cirripedia. 2 Vol. London 1851—1854. Fr. Müller, Die Rhizocephalen. Arch. f. Naturg. 1892. C. Claus, Die cyprisähnliche Larve der Cirripedien. Marburg 1869. H. de Lacaze-Duthiers, Histoire de la Laura Gerardiae. Mém. Acad. Paris 1882. Yves Delage, Evolution de la Sacculine. Arch. Zool. expérim. 1884. P. P. C. Hoek, Report on the Cirripedia. Challenger-Rep. VIII. u. X. 1883—1884. The Cirripedia of the Siboga-Expedition. 2 Tle. Leyden 1907—1913. R. Koehler, Recherches sur l'organisation des Cirrhipèdes. Arch. Biol. IX. 1889. G. H. Fowler, A Remarkable Crustacean Parasite etc. Quart. Journ. micr. sc. XXX. 1890. M. Nußbaum, Anatomische Studien an californischen Cirripedien. Bonn 1890. N. Knipowitsch, Beiträge zur Kenntnis der Gruppe Ascothoracida. Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg 1892. C. W. S. Aurivillius, Studien an Cirripedien. Svenska Akad. Handl. Stockholm 1894. A. Gruvel, Contribution à l'étude des Cirripèdes. Arch. zool. expér. 1894. Monographie des Cirrhipèdes. Paris 1905. Th. Groom, On the early development of Cirripedia. Philos. Transact. London 1894. M. Bigelow, The early development of Lepas. Bull. Mus. Comp. Harvard Coll. Cambridge 1902. W. Berndt, Zur Biologie und Anatomie von Alcippe lampas. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIV. 1903. Studien an bohrenden Cirripedien. I. Arch. f. Biontol. I. 1906. K. Hoffendahl, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Poecilasma aurantium. Zool. Jahrb. XX. 1904. G. Smith, Rhizocephala. Fauna und Flora Neapel. XXIX. 1906. O. le Roi, Dendrogaster arborescens und Dendrogaster ludwigi, zwei entoparasitische Ascothoraciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVI. 1907. A. Defner, Der Bau der Maxillardrüse bei Cirripedien. Arb. zool. Inst. Wien. XVIII. 1910. Vgl. überdies die Schriften von Krohn, Lilljeborg, Kossmann, E. van Beneden, Lang, Pagenstecher, Noll, Stewart u. a.

hintere Kopfabschnitt sowie der Rumpf werden (ausgenommen die *Apoda*) von einer mantelförmigen Schale umschlossen, aus deren schlitzförmiger ventraler, durch einen Adductor verschließbarer Spalte die zum Strudeln dienenden Extremitäten des Thorax hervorgestreckt werden. Die Schale enthält häufig Verkalkungen, die Schalenplatten, von denen bei *Lepas* gewöhnlich fünf, die paarigen Scuta, Terga und die unpaare dorsale Carina unterschieden werden. Zuweilen *(Pollicipes, Scalpellum)* ist die Zahl der Schalenplatten eine größere, indem der Carina gegenüber an der Ventralseite ein unpaares Schalenstück, das Rostrum, sowie seitlich an der Basis des Stieles kleinere Schalenplatten, die Lateralia, hinzukommen (Fig. 492,

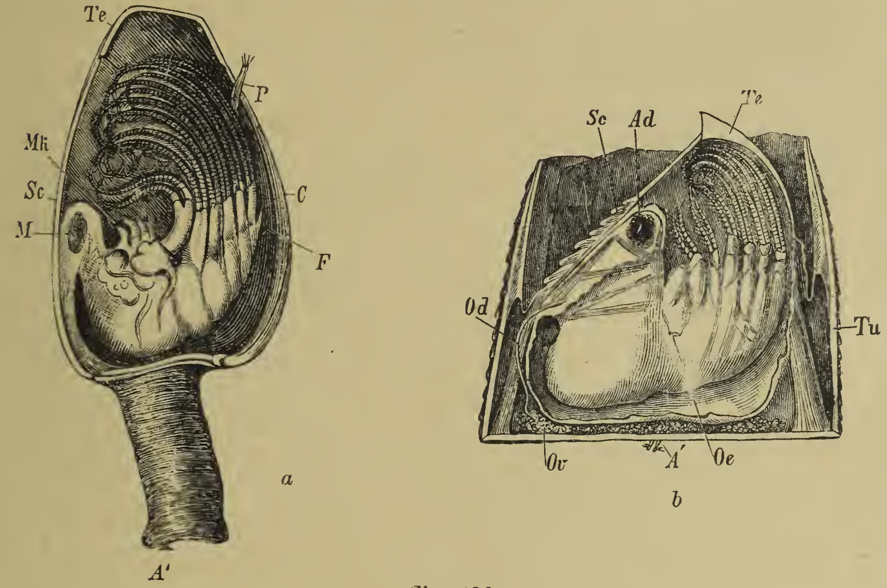


Fig. 486.

a Lepas, nach Entfernung der rechten Schale. ca $^1/_1$ *A'* Haftantenne, *C* Carina, *Te* Tergum, *Sc* Scutum, *Mk* Mundkegel, *F* Furca, *P* Penis, *M* Muskel (Adductor). — *b Balanus tintinnabulum* nach Entfernung der einen Schalenhälfte (nach Darwin), *Tu* äußerer Schalenkranz, *Ov* Ovarium, *Od* Oviduct, *Oe* seine Ausmündung, *Ad* Adductor. $^{1\cdot5}/_1$

493). Bei den *Balaniden* entwickeln sich Carina und Rostrum mit einer bestimmten Anzahl von Lateralia zu einem festen Schalenkranze, der sich von dem scheibenförmig verbreiterten Vorderkopfe um den Körper erhebt, während Scuta und Terga einen mit dem Schalenkranz beweglich verbundenen Deckel des Tieres nach der freien Seite hin bilden (Fig. 486 *b*).

An den von der Schale umschlossenen Hinterkopf mit den Mundwerkzeugen und den sechsgliedrigen Thorax schließt sich ein gliedmaßenloses, stummelförmiges, meist nur durch die zwei Furcalglieder bezeichnetes Abdomen an, an welchem die Afteröffnung liegt. Hintere Antennen fehlen stets, während die vorderen Antennen auch bei dem ausgebildeten Tiere als winzig kleine Haftorgane nachweisbar bleiben. Die Mundwerkzeuge sitzen einer ventralen Erhebung des Kopfabschnittes auf und bestehen aus

Oberlippe mit Lippentastern, zwei Mandibeln und vier Maxillen, von denen die zwei hinteren zu einer Art Unterlippe sich vereinigen. Selten sind die Mundteile saugend. Am Leibe erheben sich meist sechs Paare vielgliedriger Rankenfüße, deren cirrenartig verlängerte, reich mit Borsten und Haaren besetzte Äste zum Herbeistrudeln der im Wasser suspendierten Nahrungsstoffe dienen. Der stummelförmige Hinterleib trägt einen langgestreckten, zwischen den Rankenfüßen nach der Bauchfläche umgeschlagenen Penis, das männliche Kopulationsorgan. Übrigens gibt es für die Gestaltung des gesamten Leibes zahlreiche und höchst sonderbare Abweichungen. Es können nicht nur Verkalkungen des Mantels unterbleiben und die Rankenfüße ihrer Zahl nach reduziert sein *(Abdominalia)* (Fig. 488), sondern auch die Mundteile und Gliedmaßen vollständig fehlen und der Körper zur Form eines ungegliederten Schlauches, Sackes oder einer gelappten Scheibe herabsinken *(Rhizocephalen)* (Fig. 494).

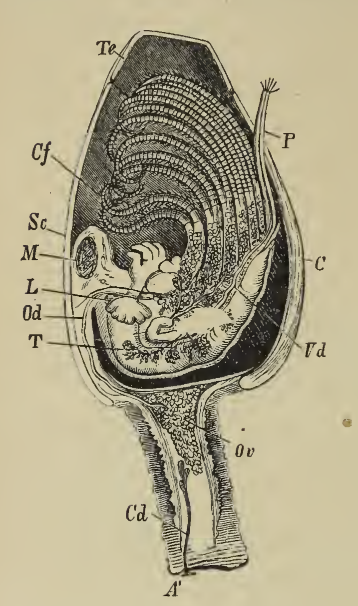


Fig. 487. Innere Organisation von *Lepas*.

A' erste Antenne, *Cd* Cementdrüse, *L* Hepatopankreasanhänge des Darmes, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *P* Penis, *Ov* Ovarium, *Od* Oviduct, *Cf* Rankenfüße, *Te* Tergum, *Sc* Scutum, *C* Carina, *M* Adductor.

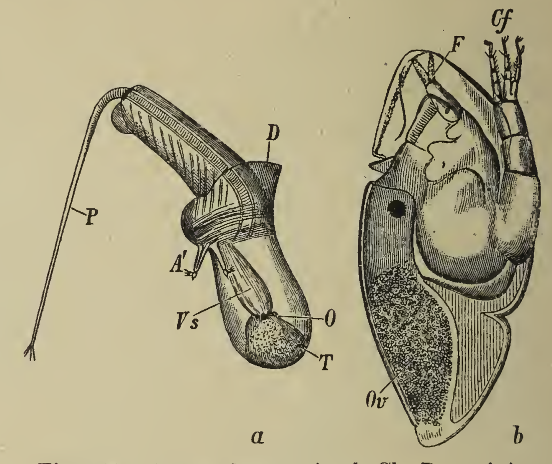


Fig. 488. *Alcippe lampas* (nach Ch. Darwin).

a Männchen, ca. $^{40}/_{1}$. *A'* Antennen, *D* Hautduplicatur, *O* Auge, *P* Penis, *T* Hoden, *Vs* Samenblase. — *b* Weibchen im Längsschnitt. $^{6}/_{1}$ *Cf* die drei Paare von Rankenfüßen, *F* Kieferfuß, *Ov* Ovarium.

Die Cirripedien besitzen ein paariges Gehirnganglion und eine meist aus sechs Ganglienpaaren gebildete, zuweilen zu einer gemeinsamen Ganglienmasse verschmolzene Bauchganglienkette *(Alcippe, Balaniden)*. Von Sinnesorganen ist das Vorkommen eines wenn auch rudimentären, dem Naupliusauge entsprechenden Medianauges hervorzuheben.

Der Darmkanal (Fig. 487) der *Lepadiden* und *Balaniden* besteht aus einem kurzen Oesophagus, welcher in den geradeverlaufenden Mitteldarm führt, dessen erweiterter Anfangsteil mehrere blinddarmförmige Ausstülpungen (Hepatopankreasanhänge) besitzt. Der kurze Enddarm öffnet sich am Hinterende. Bei *Alcippe* ist der Darm verzweigt und afterlos.

Mächtige, reichverästelte Hepatopankreasanhänge, welche auch in die Schalenduplikatur hineinreichen, finden sich bei den gleichfalls afterlosen *Ascothoracida.* Die *Rhizocephalen* entbehren des Darmes; sie nehmen die Nahrung endosmotisch durch kopfständige, wurzelartige Ausläufer auf, mittels deren sie die inneren Organe von Decapoden umstricken. Als Kiemen betrachtet man Schläuche, die an mehreren Rankenfüßen mancher *Lepadiden* auftreten, sowie zwei krausenartig gefaltete Lamellen an der Innenseite des Mantels bei *Balaniden* und *Alcippe.* Eine Kieferdrüse mündet an der zweiten Maxille.

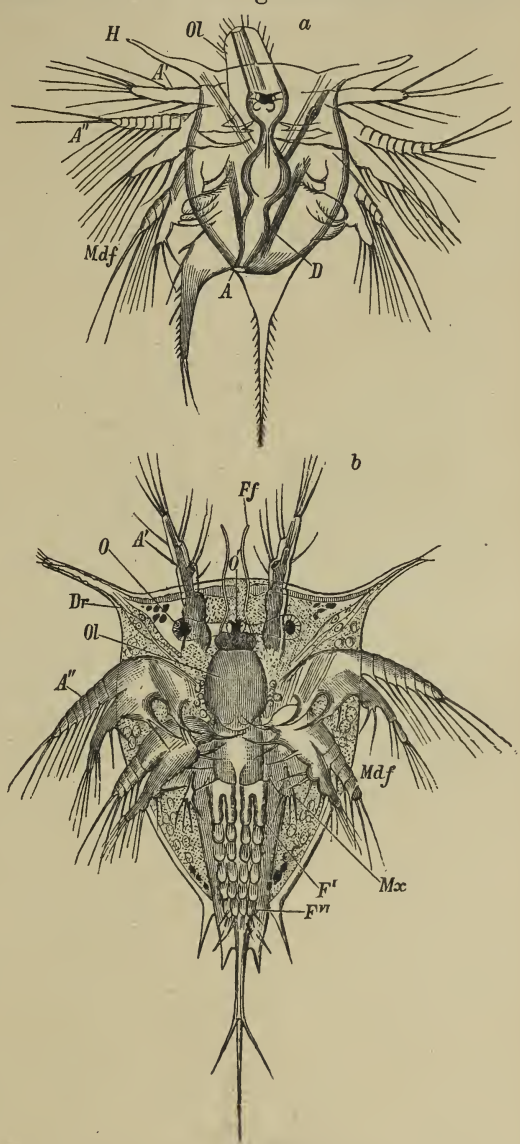


Fig. 489.
a Älterer Nauplius eines Cirripeds, *Ol* Oberlippe, *H* Stirnhörner, *D* Darm, *A* After, *A'*, *A''* vordere und hintere Antenne, *Mdf* Mandibularfuß. — *b* Metanauplius von *Balanus.* Unter der Haut die Anlagen der Seitenaugen *(O)* und sämtlicher Beinpaare (F^{I} bis F^{VI}) der Puppe nachweisbar. *Ff* Frontalfäden, *O'* unpaares Auge, *Dr* Drüsenzellen der Stirnhörner, *A'* erste Antenne mit der Anlage der Haftscheibe, *Mx* Maxillaranlage (nach Claus). ca. $^{150}/_{1}$

Die Cirripedien sind mit wenigen Ausnahmen Zwitter. Die Hoden liegen als vielfach verästelte Drüsenschläuche über und zu den Seiten des Darmes und entsenden Fortsätze in die Basalglieder der Rankenfüße, ihre in Samenblasen erweiterten Samenleiter erstrecken sich nach der Basis des cirrusförmigen Penis, in welchem sie sich zu einem an der Spitze des Penis mündenden Ductus ejaculatorius vereinigen (Fig. 487). Die Ovarien liegen bei den *Balaniden* im basalen Teile der Leibeshöhle im Schalenkranze, bei den *Lepadiden* rücken sie in die als Stiel bekannte Verlängerung des Kopfes hinein, ihre Ovidukte münden auf einem Vorsprung am Basalgliede der ersten Rankenfüße aus (Fig. 486 *b*). Die austretenden Eier sammeln sich zwischen Mantel und Leib in großen, zarthäutigen Schläuchen, welche von dem erweiterten Endabschnitt der Ovidukte (Kittdrüsen) abgeschieden werden.

Trotz des Hermaphroditismus existieren nach Darwin in einzelnen Gattungen *(Ibla, Scalpellum)* sehr einfach organisierte Zwergmännchen von eigentümlicher Form, sog. Ergänzungsmännchen *(complemental males)*, die parasitenähnlich am Körper des Zwitters haften (Fig. 493). Auch gibt es getrenntgeschlechtliche Cirripedien mit ausgeprägtem Dimorphismus beider Geschlechtstiere. Dieser Fall trifft für *Scalpellum ornatum* und *Ibla cumingi*, ferner für die Gattungen *Cryptophialus* und *Alcippe* (Fig. 488) und für einige *Ascothoraciden* zu. Die Männchen ersterer Formen bleiben zwergartig klein, entbehren des Verdauungskanals sowie der Rankenfüße; in der Regel sitzen zwei, zuweilen aber auch eine größere Zahl von Männchen am weiblichen Körper. Die Männchen der *Ascothoraciden* zeigen im allgemeinen die Charaktere des sog. Cyprisstadiums.

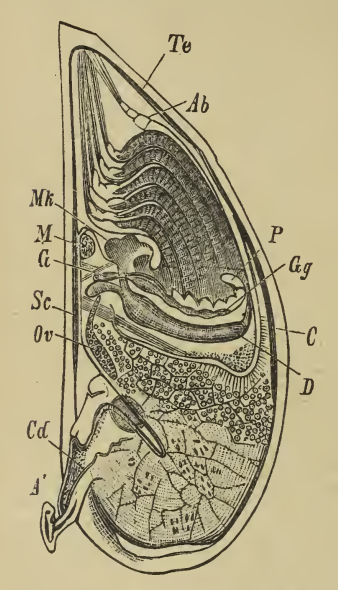


Fig. 490. *Lepas*-Puppe (nach Claus).

A' Haftantenne, *C* Carina, *Te* Tergum, *Sc* Scutum, *G* Gehirn, *Gg* Ganglienkette, *Mk* Mundkegel, *Cd* Cementdrüsengang, *D* Darm, *Ov* Ovarium, *Ab* Abdomen, *P* Penisanlage, *M* Adductor.

Die aus den Eihüllen ausgeschlüpften Larven sind Naupliusformen (Fig. 489), die sich durch seitliche Stirnhörner auszeichnen.

Nach mehrmaliger Abstreifung der Haut tritt die zu beträchtlicher Größe herangewachsene Larve in das sog. Cyprisstadium (Puppe) ein (Fig. 490). Die Integumentduplikatur des nun seitlich kompressen Körpers repräsentiert eine mantelartige Schale, an deren klaffendem Bauchrande die Extremitäten hervortreten können. Während die Form der Schale oberflächlich an die Ostracoden erinnert, nähert sich der Körperbau der Puppe den Copepoden. Aus den ersten Gliedmaßen der Naupliuslarve ist eine viergliedrige Haftantenne hervorgegangen, deren vorletztes Glied sich scheibenförmig verbreitert hat und die Mündung der Zementdrüse enthält. Als Reste der Stirnhörner finden sich zwei kegelförmige Vorsprünge in der Nähe des Vorderrandes. Von den beiden zweiästigen Extremitätenpaaren ist das dem zweiten Antennenpaar entsprechende geschwunden, das hintere zur Mandibel an dem noch geschlossenen Mundkegel geworden, an welchem auch bereits die Anlagen der Maxillen und Unterlippe bemerkbar sind. Auf den Mundkegel folgt der Thorax mit sechs zweiästigen, Copepodenfüßen ähnlichen Ruderfußpaaren und ein kleines, viergliedriges, mit Furcalgliedern endendes Abdomen. Die Puppe trägt zu den Seiten des unpaaren Augenfleckes ein Paar schon im Naupliusstadium angelegter großer zusammengesetzter Augen und schwimmt mittels der Ruderfüße umher. Eine Nahrungsaufnahme scheint nicht stattzufinden. Das zur weiteren Er-

nährung notwendige Material ist in einem mächtig entwickelten Fettkörper vornehmlich im Kopfteile und Rücken aufgespeichert.

Nach längerem oder kürzerem Umherschwärmen heftet sich die Puppe mittels der Haftscheibe ihrer armförmig gebogenen Vorderantennen an fremden Gegenständen an und beginnt aus der schlauchförmigen Zementdrüse die Abscheidung eines erstarrenden Kittes, der die nunmehr dauernde Fixation des jungen Rankenfüßers verursacht. Bei den *Lepadiden* wächst der vordere Kopfteil mächtig aus, so daß er aus der Schalenhaut, unter welcher die Kalkstücke der Cirripedienschale bereits durchschimmern, hervortritt und nach Abstreifung der Puppencuticula den fleischigen, die Befestigung vermittelnden Stiel darstellt, in den auch die Ovarialanlagen eintreten (Fig. 491). Die paarigen Augen der schwärmenden Puppe sind geschwunden, während das unpaare Naupliusauge verbleibt. Die Mundwerkzeuge treten in voller Differenzierung ihrer Teile hervor und aus den zweiästigen Ruderfüßen sind kurze, aber bereits vielgliedrige Strudelfüße geworden.

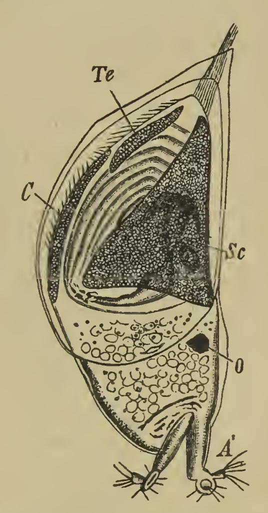


Fig. 491. Junge *Lepas* mit stielförmig vorgetretenem Vorderkopf (nach Claus). *O* unpaares Auge, *A'* Haftantenne, *C* Carina, *Sc* Scutum, *Te* Tergum.

Was die *Rhizocephalen* betrifft, so setzt sich nach den Beobachtungen von Delage die cyprisähnliche Larve an einer jungen Krabbe mittels der Haftantennen fest, dringt, nach Abstoßung von Thorax und Abdomen zu einem ovalen Sacke reduziert, mittels eines pfeilförmigen Körperfortsatzes (kentrogones Stadium) in die Leibeshöhle des Wirtes ein und wird zur entoparasitischen, dem Darm anliegenden Sacculina interna. Ihre Haut treibt zahlreiche wurzelförmige Ausläufer um die inneren Organe des Wirtes, während der Körper schließlich durch die Haut des Wirtes nach außen durchbricht und zum externen Parasitenkörper wird, mit welchem die im Innern des Wirtes zurückbleibenden Wurzelfortsätze durch einen Stiel verbunden sind.

Die Cirripedien sind Bewohner des Meeres und siedeln sich an verschiedenen Gegenständen, z. B. Holzpfählen, Felsen, sowie ferner an Muschelschalen, Krebsen, Haut von Walen usw., meist kolonieweise an. Einige, wie *Lithotrya, Alcippe* und die *Cryptophialiden,* vermögen sich in Muschelschalen und Korallen einzubohren, während die *Rhizocephalen* an Decapoden schmarotzen, die *Ascothoracida* in Anthozoen oder Asteriden als Kommensalen oder Parasiten leben. Auch *Proteolepas* ist Parasit.

Fossile Reste finden sich schon im Silur.

1. Unterordnung. *Thoracica.* Der Körper mit einer meist feste Kalkplatten enthaltenden Schale. Thorax mehr oder minder deutlich segmentiert. Mit sechs Paaren von Rankenfüßen. Großenteils Zwitter.

1. Tribus. *Pedunculata.* Vorderkopf zu einem Stiel verlängert. Körper seitlich kompreß.

Fam. *Pollicipedidae.* Stiel nicht scharf abgesetzt, beschuppt oder behaart. Schalenstücke sehr stark und in großer Zahl. Scuta und Terga nebeneinander gelegen. Meist Zwitter. Zuweilen mit Ergänzungsmännchen, einige getrenntgeschlechtlich. *Pollicipes cornucopia* Leach. Mittelmeer, Atlant. Oz. (Fig. 492). *Scalpellum vulgare* Leach, mit Ergänzungsmännchen. Nordsee, Mittelmeer (Fig. 493). *S. ornatum* Gray, getrenntgeschlechtlich. Algoa-Bai, Südafrika. *Lithotrya* Sow., lebt in Kalkfelsen, Muschelschalen oder Korallen eingebohrt. *Ibla quadrivalvis* Cuv., hermaphroditisch. Südaustralien. *I. cumingi* Darw., getrenntgeschlechtlich. Philippinen.

Fam. *Lepadidae.* Entenmuscheln. Stiel deutlich abgesetzt, nackt. Schale meist mit fünf Kalkstücken. Scuta und Terga liegen hintereinander (Fig. 486 *a*). Zwitter. *Lepas fascicularis* Ell. Sol., *L. anatifera* L., weit verbreitet. *L. pectinata* Spengl., Atlant. Oz., Mittelmeer. *Conchoderma virgatum* Spengl., *C. auritum* L., weit verbreitet. *Alepas parasita* Rang. Nur chitinige Scuta vorhanden. Auf Medusen. Atlant. Oz., Mittelmeer. *Anelasma squalicola* Lov., Schale ohne Schalenplatten. Stiel mit verästelten Filamenten. Lebt eingebohrt in der Rückenhaut von Squalus. Nordsee.

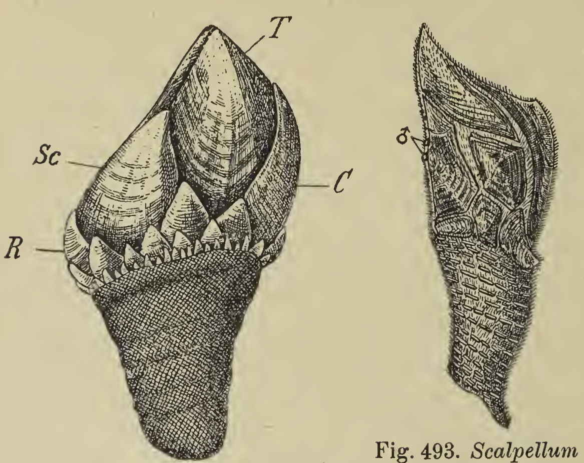


Fig. 492. *Pollicipes cornucopia* (nach Darwin). $^{1.5}/_1$
T Tergum, *Sc* Scutum, *C* Carina, *R* Rostrum.



Fig. 493. *Scalpellum vulgare* (nach Darwin). ca. $^2/_1$
♂ Ergänzungsmännchen.

2. Tribus *Operculata.* Körper ohne Stiel, von einem äußeren Schalenkranze umgeben, an welchem Scuta und Terga einen meist freibeweglichen Deckel bilden (Fig. 486 *b*).

Fam. *Verrucidae.* Scuta und Terga nur an einer Seite freibeweglich, an der anderen mit Carina und Rostrum zu einer unsymmetrischen Schale verschmolzen. *Verruca strömia* Müll. Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Balanidae.* Seepocken. Scuta und Terga freibeweglich, untereinander artikulierend. Kiemen je aus einer Falte bestehend. *Chelonobia testudinaria* L., weit verbreitet, an Seeschildkröten befestigt. *Balanus tintinnabulum* L., weit verbreitet. *B. improvisus* Darw., sehr verbreitet. Lebt auch im Brackwasser. *B. crenatus* Brug., weit verbreitet.

Fam. *Coronulidae.* Scuta und Terga freibeweglich, nicht miteinander artikulierend. Kiemen je aus zwei Falten bestehend. *Coronula diadema* L., auf Walen. Nordatlantisch. *Tubicinella trachealis* Shaw, Schalenkranz sehr hoch, fast zylindrisch. In die Haut von Walen eingegraben. Südsee. *Xenobalanus globicipitis* Steenstr., Schalenkranz rudimentär. Deckel fehlt. Körper verlängert, vom Habitus des Conchoderma. An Delphinen. Nordatlantisch.

2. Unterordnung. *Abdominalia.* Der ungleichmäßig segmentierte Körper von einer flaschenförmigen Schale ohne Schalenplatten umschlossen, mittels großer Haftscheibe befestigt. Zweiter und dritter Thorakalfuß fehlen; der erste Thorakalfuß tasterförmig, bildet einen Maxillarfuß; vierter

bis sechster Thoraxfuß am Hinterende gelegen. Getrenntgeschlechtlich. Leben eingebohrt in die Schale von Mollusken und Cirripedien.

Fam. *Cryptophialidae.* Die drei hinteren Thoraxfüße sind zweiästige Rankenfüße. *Cryptophialus minutus* Darw., Maxillarfuß rudimentär. In der Schale von Concholepas peruviana. Chile. Nahe verwandt ist *Kochlorine hamata* Noll, ohne Haftscheibe, in der Schale von Haliotis. Cadiz.

Fam. *Alcippidae.* Die drei hinteren Thorakalfüße einästig. After fehlt. *Alcippe lampas* Hanc., eingebohrt in Fusus- und Buccinumschalen. Nordsee (Fig. 488).

3. Unterordnung. *Rhizocephala, Wurzelkrebse.* Der Körper schlauch- oder sackförmig, ohne Segmentierung und ohne Gliedmaßen, mit engem, kurzem Haftstiel, an welchem lange, wurzelartig verzweigte Fäden entspringen (Fig. 494). Diese durchsetzen den Leib des Wirtes und führen dem Parasiten die Nahrung zu. Schale sackförmig, ohne Kalkstücke, mit enger verschließbarer Öffnung. Darm fehlt. Zwitter. Es sollen cyprisförmige Zwergmännchen vorhanden sein. Leben als Parasiten vornehmlich am Abdomen von Decapoden, deren innere Organe sie mit ihren wurzelartigen Fäden umspinnen.

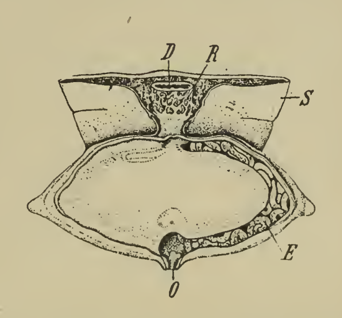


Fig. 494. *Sacculina carcini* nach Entfernung der linken Mantelwand und linken Eierschläuche (nach Delage, etwas verändert). *E* Eierschläuche der rechten Seite in der Mantelhöhle, *O* Mantelöffnung, *R* Wurzelausläufer, die den Darm *(D)* der Krabbe umspinnen, *S* Abdomen der Krabbe. $^{1 \cdot 6}/_{1}$

Fam. *Peltogastridae.* *Peltogaster paguri* Rathke, an Pagurusarten. *Sacculina carcini* Thomps., am Abdomen von Carcinus maenas und anderer Krabben. Nordsee (Fig. 494). *Lernaeodiscus porcellanae* Fr. Müll. Brasilien.

4. Unterordnung. *Apoda.* Der madenförmige, aus elf Ringen gebildete Körper ohne Schale. Haftfühler bandförmig verlängert. Mund zum Saugen eingerichtet, mit Mandibeln und Maxillen. Rankenfüße fehlen. Verdauungskanal rudimentär. Zwitter. Leben als Parasiten.

Fam. *Proteolepadidae.* *Proteolepas bivincta* Darw., parasitisch in Alepas cornuta. Westindien.

5. Unterordnung. *Ascothoracida.* Körper klein mit sehr großer, ihn vollständig umhüllender Schale, nicht mittels der Antennen befestigt. Abdomen drei- bis viergliedrig oder ohne deutliche Gliederung. Thorakalfüße klein, einästig oder fehlend. Mundteile stechend und saugend. After fehlt. Hepatopankreasäste und Ovarien reichen in die Mantellappen. Zwitter oder getrenntgeschlechtlich. Leben kommensalisch oder parasitisch in Anthozoen und Echinodermen.

Fam. *Lauridae.* *Laura gerardiae* Lacaze, lebt im Coenosark einer Anthozoë (Gerardia) versenkt. Mittelmeer. *Petrarca bathyactidis* H. Fowler, in Bathyactis. *Dendrogaster astericola* Knipowitsch, in der Leibeshöhle von Echinaster und Solaster. Weißes Meer. *D. arborescens* le Roi, in der Leibeshöhle von Dipsacaster sladeni Kapstadt.

6. Ordnung. **Malacostraca.**

Crustaceen, deren Kopf und Thorax außer dem primären Kopfsegmente aus dreizehn Segmenten besteht. Abdomen aus sechs Segmenten nebst dem Endsegment (Telson) zusammengesetzt.

Der Körper aller Malacostraken setzt sich, von Reduktionen abgesehen, außer dem primären Kopfsegmente aus zwanzig Segmenten zusammen, von denen das Endsegment als Platte (Telson) entwickelt ist.

Unter den lebenden Crustaceen sind es nur die *Leptostraca (Nebalia),* die von den übrigen Malacostraken neben anderen Eigentümlichkeiten durch eine größere Zahl von Abdominalsegmenten abweichen, indem das Abdomen sieben Segmente sowie ein in zwei Furcalglieder auslaufendes Endsegment aufweist. Es ist somit hier auch in der Gestaltung des Endsegmentes noch nicht die besondere Form der Schwanzplatte, des Telsons, entwickelt. Die Leptostraken stehen in diesen sowie auch anderen Organisationseigentümlichkeiten zwischen Phyllopoden und Malacostraken, letzteren jedoch viel näher. Wahrscheinlich handelt es sich in den Leptostraken um Reste einer alten Crustaceengruppe, welche zu den Malacostraken hinführte.

Am Kopfe der Malacostraken finden sich zwei Antennenpaare, das Mandibelpaar sowie zwei Maxillenpaare. Die nachfolgenden acht Gliedmaßenpaare des Thorax können untereinander nahezu gleich sein *(Leptostraca);* in der Regel treten aber ein bis fünf vordere Thorakalfüße in nähere Beziehung zum Mund und besitzen dann als Maxillarfüße eine zwischen Maxille und Thorakalfuß vermittelnde Form. Als Grundform des Thorakalfußes der Malacostraken erscheint der Spaltfuß. Er besteht aus einem zweigliedrigen Stamme, einem fünfgliedrigen Innenast (Endopodit) und geißelförmigem Außenast (Exopodit). Dazu kommen am Basalgliede des Stammes Epipoditen, die entweder lamellös verbreitert oder als verschieden gestaltete Kiemen ausgebildet sind. Von den sieben das Abdomen zusammensetzenden Segmenten tragen die sechs vorderen meist zweiästige Beinpaare (Pleopoden), während das Telson gliedmaßenlos ist.

Eine Schale ist häufig als schildförmige Duplikatur, hinter welcher die hinteren, seltener sämtliche Thorakalsegmente frei bleiben, oder aber als ein mit dem Rücken des Thorax verwachsener Schalenpanzer ausgebildet *(Thoracostraca).* In anderen Fällen ist die Schalenduplikatur rudimentär *(Arthrostraca).* Bei den *Leptostraca* und *Stomatopoda* ist der vordere Teil der Schale als Kopf- oder Rostralplatte beweglich abgesetzt.

Bei den *Arthrostraca* erscheint der aus dem Kopf und einem Thorakalsegment bestehende Cephalothorax kopfartig abgesetzt, welchem die sieben freibleibenden Brustsegmente folgen. In anderen Malacostrakengruppen verhalten sich auch noch das nächste oder die beiden nächstfolgenden Paare von Brustbeinen als Kieferfüße, ohne daß es zu einer scharfen Absetzung von Kopf und Thorax kommt.

Am Darm ist stets ein Vormagen zu unterscheiden. Die männlichen Genitalöffnungen liegen am letzten, die weiblichen am drittletzten Thorakalsegmente.

Die *Malacostraca* lassen fünf große Gruppen unterscheiden: *Leptostraca, Thoracostraca, Stomatopoda, Anomostraca, Arthrostraca,* von denen die *Leptostraca* den übrigen Abteilungen, den *Eumalacostraca,* schärfer gegenüberstehen.

I. Legion. **Leptostraca.**[1])

Malacostraken mit zweiklappiger, den Kopf und Thorax umlagernder Schale und beweglicher Rostralplatte, mit acht freien Brustsegmenten, deren Extremitäten blattfußähnlich entwickelt sind. Abdomen achtgliedrig, mit zwei Furcalästen am Endsegment.

Der seitlich kompresse Körper (Fig. 495) wird von einer Schale umschlossen, aus welcher bloß die hinteren Abdominalsegmente frei hervorragen; sie setzt sich vorn in eine bewegliche Rostralplatte fort, die morphologisch dem Rostrum anderer Malacostrakenschalen entspricht. Die beiden Schalenhälften können durch einen kräftigen Schließmuskel geschlossen werden.

Am Kopfe entspringen unterhalb der Kopfplatte zwei Stielaugen, weiter abwärts die beiden Antennenpaare, von denen das vordere auf viergliedrigem Schaft eine borstenrandige Schuppe und eine vielgliedrige Geißel trägt. Auch der dreigliedrige Schaft der hinteren Antenne setzt sich in eine lange, beim Männchen bis zum hinteren Körperende reichende Geißel fort. Mandibeln mit dreigliedrigem Taster (Fig. 461 *c*). Vordere Maxillen dreilappig, mit beinartig verlängertem, als Putzfuß dienendem Taster, die zweiten Maxillen nach Art eines Phyllopodenfußes gelappt. An den acht deutlich abgegliederten Brustsegmenten erheben sich ebensoviele Beinpaare mit schlankem Innen- und lamellösem Außenast sowie zweizipfeligem Kiemenanhang (Fig. 464), die eine Mischform von Schizopodenfuß und Phyllopodenfuß vorstellen. Die vier vorderen Segmente des Abdomens tragen kräftige zweiästige Schwimmfüße. Der frei aus der Schale hervorragende hintere Abschnitt des noch an zwei Segmenten Fußstummel tragenden Abdomens verjüngt sich nach dem Ende zu und erhält in zwei langen borstenrandigen Furcalästen seinen Abschluß (Fig. 495).

---

[1]) Außer Leach, Latreille, M. Edwards vgl. E. Metschnikoff, Entwicklungsgeschichte von Nebalia (russ.). Sapiski Acad. St. Pétersbourg 1868. A. S. Packard, The order Phyllocarida and its systematic position, in: A monograph of North American Phyllopod Crustacea. Washington 1883. G. O. Sars, Report on the Phyllocarida. Challenger Rep. XIX. 1887. C. Claus, Ueber den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb. zool. Inst. Wien. VIII. 1888. M. Robinson, On the Development of Nebalia. Quart. Journ. micr. sc. L. 1906.

Das Nervensystem besteht aus einem zweilappigen Gehirn und einer langgestreckten Bauchganglienkette mit siebzehn Ganglienpaaren. Der Oesophagus geht in einen mit Borstenleisten und Kieferplatten bewaffneten Vormagen über. In den Anfang des Darmrohres münden zwei kurze, nach vorne gerichtete und sechs lange, den ganzen Leib durchsetzende Hepatopankreasschläuche ein. Am Ende des Mitteldarmes findet sich ein unpaarer dorsaler Blindanhang. Der kurze, mittels Dilatatoren befestigte Afterdarm mündet zwischen den Furcalästen aus. Eine Antennendrüse ist vorhanden, ebenso eine rudimentäre Kieferdrüse. Das langgestreckte Herz durchsetzt die Brust und den vorderen Abschnitt des Abdomens und besitzt vier große laterale und drei kleine dorsale Ostienpaare. Sein vorderes und hinteres Ende setzt sich in Aorten fort. Die Blutbewegung erfolgt in regelmäßigen Bahnen der Leibeshöhle und in gefäßartigen Kanälen der Schale.

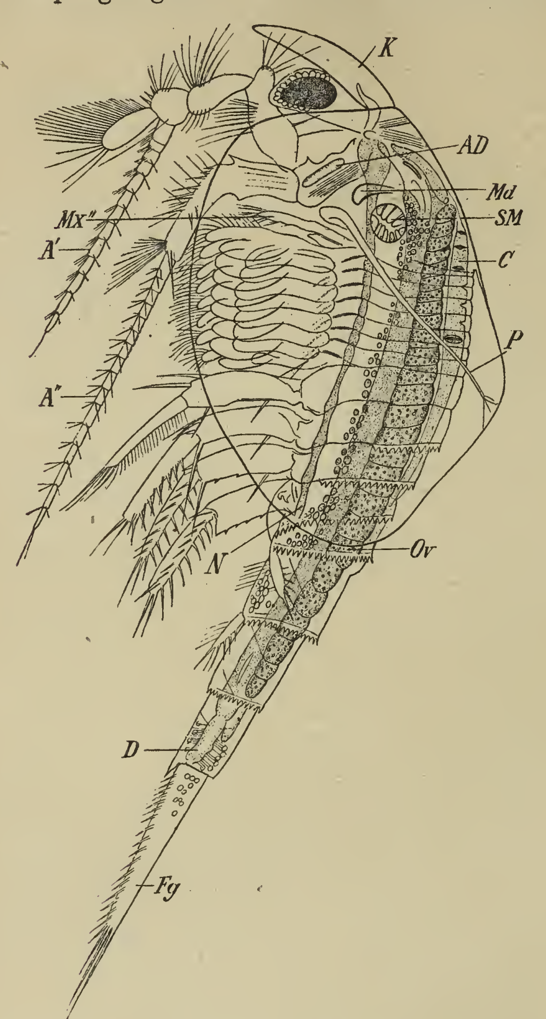


Fig. 495. Weibchen von *Nebalia geoffroyi* (nach Claus). $^{12}/_{1}$
A' erste, *A''* zweite Antenne, *AD* Antennendrüse, *C* Herz, *D* Darm, *Fg* Furca, *K* Kopfklappe (Rostralplatte), *Md* Mandibel, *Mx''* zweite Maxille, *N* Nervensystem, *Ov* Ovarium, *P* Taster (Putzfuß) der ersten Maxille, *SM* Schalenmuskel.

Ovarien und Hoden erstrecken sich als lange Schläuche seitlich vom Darm durch Brust und Abdomen, die Ausführungsgänge der Ovarien münden am drittletzten, die der Hoden am letzten Brustsegmente. Das Männchen ist leicht an den dichter gehäuften Spürhaaren der Vorderantennen sowie an der bedeutenderen Länge der hinteren Antennen zu erkennen. Das Weibchen trägt die abgelegten Eier zwischen den Brustbeinen bis zum Ausschlüpfen der Jungen.

Die Embryonalentwicklung ist direkt und bietet vielfach Ähnlichkeit mit jener der Mysideen. Die ausschlüpfenden Jungen besitzen

eine noch rudimentäre Schale und ein noch rudimentäres viertes Pleopodenpaar.

Die Nebalien gehören dem Meere an, nähren sich von tierischen Stoffen und besitzen eine ungewöhnliche Lebenszähigkeit.

Fam. *Nebaliidae*. *Nebalia geoffroyi* M. E., Atlant. Oz., Mittelmeer (Fig. 495). *N. bipes* O. Fabr., Arkt. Meere. *Paranebalia longipes* Will. Suhm, Bermudas, Harrington Sound. *Nebaliopsis typica* O. Sars. In großer Tiefe. Südsee.

Mit den Leptostraken verwandt sind die paläozoischen, als *Archaeostraca* zu bezeichnenden *Ceratiocariden (Ceratiocaris, Dictyocaris, Hymenocaris)*, welche bei viel bedeutenderer Körpergröße mit stärkeren Schalenklappen, vielgliedrigem Hinterleib und drei- oder mehrstacheligem Schwanzende versehen sind. Leider läßt sich über die nähere Beschaffenheit der Gliedmaßen und die innere Organisation dieser nach höchst unvollständig erhaltenen Resten bekannt gewordenen Formen nichts Sicheres aussagen. Die Tiere lebten im Meere oder Brackwasser. Die beweglichen Seitenstacheln am Schwanzstachel (Telson) scheinen Gliedmaßen zu entsprechen.

II. Legion. Thoracostraca[1]) (Podophthalmata), Schalenkrebse.

Malacostraken mit meist auf beweglichen Stielen sitzenden zusammengesetzten Augen, mit Schale, welche alle oder wenigstens die vorderen Brustsegmente mit dem Kopfe verbindet.

Die Schalenkrebse besitzen eine als Rückenschild entwickelte Schale, welche in ihrer höchsten Entwicklung unmittelbar das Rückenintegument der vorderen oder fast sämtlicher Brustringe bildet und dann nur in ihren seitlichen, nach der Bauchseite gebogenen Flügeln noch als freie Duplikatur erscheint (Fig. 497).

Von beiden Antennenpaaren (Fig. 496) trägt das vordere Paar auf einem gemeinsamen Schafte in der Regel zwei oder drei Geißeln, wie man die sekundären, als geringelte Fäden sich darstellenden Gliederreihen bezeichnet, und ist vorzugsweise Sinnesorgan. Die zweiten Antennen heften sich außerhalb und in der Regel etwas unter den vorderen an, tragen eine lange Geißel und bei den *Schizopoden* sowie langschwänzigen *Dekapoden* meist eine mehr oder minder umfangreiche Schuppe. Als Mundwerkzeuge fungieren die nachfolgenden drei Gliedmaßenpaare, zu den Seiten der Oberlippe die kräftigen, tastertragenden Mandibeln und weiter abwärts die beiden mehrfach gelappten Maxillenpaare, vor denen unterhalb der Mundöffnung die kleine zweilappige Unterlippe (Paragnathen) liegt. Die nachfolgenden acht Gliedmaßenpaare zeigen in den einzelnen Gruppen eine sehr verschiedene Form und Verwendung. In der Regel rücken die vorderen

[1]) Außer den Werken von Milne-Edwards, Dana, Claus vgl. W. E. Leach, Malacostraca podophthalma Britanniae. London 1817—1821. Th. Bell, A history of the British stalk-eyed Crustacea. London 1853. C. Heller, Die Crustaceen des südlichen Europa. Wien 1863. Ferner Gerstaecker und Ortmann, Bronn's Classen u. Ordnung. des Thierreiches. V. Bd.

Paare, zu Hilfsorganen der Nahrungsaufnahme umgebildet, als Kieferfüße (Maxillarfüße) näher zur Mundöffnung hinauf und nehmen auch ihrem Baue nach eine vermittelnde Stellung zwischen Kiefern und Füßen ein. Bei manchen *Schizopoden* ist ein Kieferfußpaar, bei *Cumaceen* sind zwei, bei *Dekapoden* (Fig. 496) drei Paare von Kieferfüßen vorhanden, so daß fünf

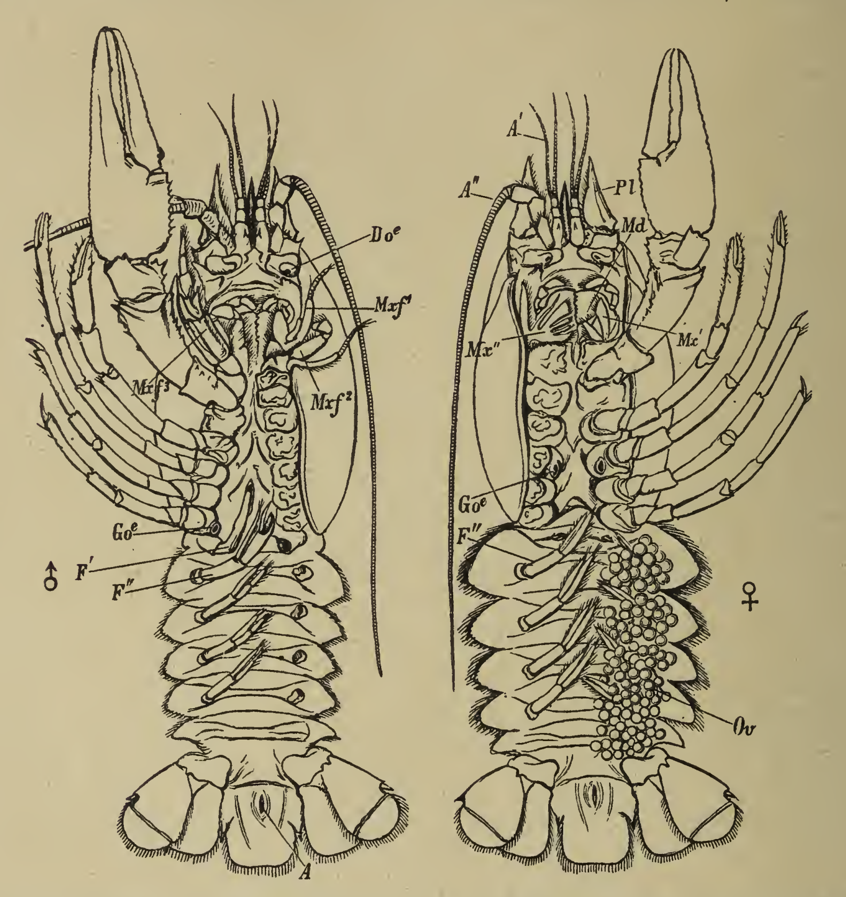


Fig. 496. Männchen (♂) und Weibchen (♀) von *Potamobius astacus (Astacus fluviatilis).* Ventralansicht. $^1/_1$

Beim Männchen sind Gehfüße und Abdominalfüße der linken Seite, beim Weibchen außer den Gehfüßen der rechten Seite auch die Kieferfüße beider Seiten entfernt. *A'* innere (vordere), *A''* äußere Antenne, *Pl* Schuppe derselben, *Md* Mandibel mit Taster, *Mx'* erste, *Mx''* zweite Maxille, *Mxf*¹ bis *Mxf*³ die drei Kieferfüße, *Goe* Geschlechtsöffnung, *Doe* Öffnung der grünen Drüse, *F, F''* erster und zweiter Abdominalfuß, *Ov* Eier, *A* After.

Paare von Beinen am Vorderleib übrig bleiben. Die Beine der Brust sind entweder Spaltfüße (mit Schwimmfußast), oder entbehren des Außenastes und sind Gehfüße *(Dekapoden).* Alsdann enden sie mit einfachen Klauen, die vorderen Beine häufig auch mit Scheeren; indessen können ihre Endglieder auch breite Platten werden und die Gliedmaßen zum Gebrauche als Schwimmfüße befähigen. Von den sechs zweiästigen Beinpaaren des Hinterleibes verbreitert sich das letzte Paar in der Regel flossenartig und

bildet mit dem Endstücke des Abdomens, das zu einer ansehnlichen Platte (Telson) umgestaltet ist, die Schwanzflosse oder den Schwanzfächer. Dagegen sind die fünf vorausgehenden Fußpaare, welche als Afterfüße den fünf vorderen Abdominalsegmenten angehören, teils Schwimmfüße, teils dienen sie zum Tragen der Eier oder die vorderen als Hilfsorgane der Begattung (Männchen); sie können aber auch mehr oder minder rudimentär werden und teilweise hinwegfallen.



Fig. 497. Cephalothorax von *Potamobius astacus (Astacus fluviatilis)*, nach Entfernung der Kiemendecke (nach Huxley).

K Kiemen, *Mp* schwingende Platte d. zweiten Maxille, *Mxf* III dritter Maxillarfuß, *O* Stielauge, *R* Rostrum.

Mit seltenen Ausnahmen *(Mysideen)* besitzen die Schalenkrebse büschelförmige oder aus regelmäßigen lanzettförmigen Fiederblättchen zusammengesetzte Kiemen, die als Anhänge der Thoraxgliedmaßen (Podobranchien) auftreten, auch an den Seiten der Brustsegmente (Pleurobranchien) aufsitzen: die *Cumaceen* entbehren derselben bis auf ein Kiemenpaar an dem ersten Kieferfuße. Bei den Dekapoden liegen die Kiemen durchwegs in einem besonderen Kiemenraum unter den seitlichen Ausbreitungen des Panzers (Fig. 497). Die Kreislaufsorgane erlangen eine hohe Entwicklung. Das Herz

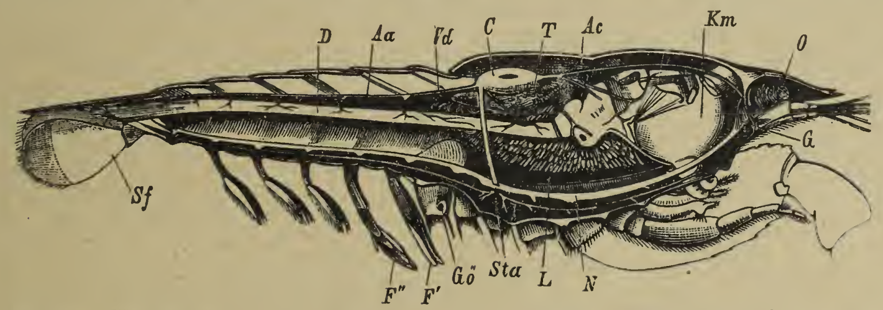


Fig. 498. Längsschnitt durch *Potamobius astacus (Astacus fluviatilis)* (nach Huxley).

C Herz, *Ac* Aorta cephalica, *Aa* Aorta abdominalis, an ihrem Ursprung tritt die Sternalarterie *(Sta)* aus, *D* Darm, *Km* Kaumagen, *L* Leber, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *Gö* Geschlechtsöffnung, *F'*, *F''* die beiden ersten als Kopulationsorgane umgewandelten Pleopoden, *G* Gehirn, *N* Ganglienkette, *O* Stielauge, *Sf* Seitenplatte des Schwanzfächers.

besitzt eine schlauch- oder sackförmige Gestalt und liegt im hinteren Teile des Kopfbruststückes; bei den ausgebildeten *Dekapoden* (Fig. 147) wird die Herzwand von zwei dorsalen und einem ventralen Ostienpaar durchbrochen. Eine vordere Kopfaorta versorgt das Gehirn und die Augen, zwei seitliche Arterienpaare entsenden ihre Zweige zu den Antennen und in die Schale, ein ventrales Gefäßpaar, die Leberarterie, versorgt Magen, Leber und Geschlechtsorgane, eine hintere abdominale Aorta verläuft in das Abdomen. Vor ihr tritt eine absteigende Arterie (Sternalarterie) aus, die sich ventral von der Ganglienkette in ein vorderes und hinteres Gefäß teilt (Fig. 498).

Aus den nicht selten capillarenartigen Verzweigungen strömt das Blut in größere oder kleinere bindegewebig begrenzte Kanäle und aus diesen in einen weiten, an der Kiemenbasis gelegenen Blutsinus. Von da aus durchsetzt es die Kiemen und tritt, arteriell geworden, in neue gefäßartige Bahnen (Kiemenvenen mit arteriellem Blute), welche in den Pericardialsinus führen, aus dem es in die mit Klappen versehenen Spaltöffnungen des Herzens einfließt. Ein Blutkörper bildendes Organ (Lymphdrüse) findet sich bei *Schizopoden* und *Dekapoden* an der Augenarterie.

Der Verdauungskanal besteht aus einem kurzen Oesophagus mit weitem sackförmigen Vormagen, einem meist kurzen Mesenteron und einem geradgestreckten Enddarm, der ventralwärts an dem Telson ausmündet

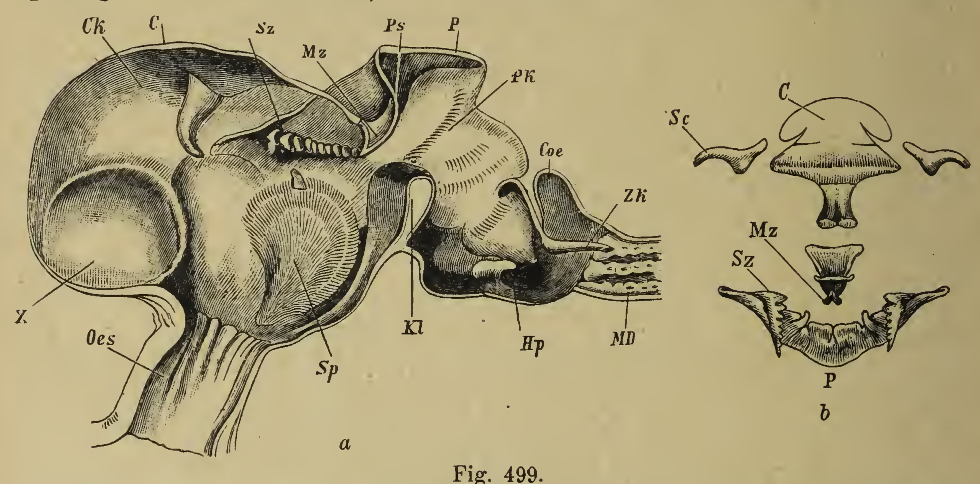


Fig. 499.

a Längsdurchschnitt des Vormagens von *Potamobius astacus (Astacus fluviatilis)*. *b* dorsale Stücke der sog. Magenmühle (nach Huxley). *Oes* Oesophagus, *C* Cardiacalplatte, *Ck* Cardiacalkammer, *Mz* Mittelzahn, *Pk* Pyloricalkammer, *P* Pyloricalplatte, *Sc* seitliche Cardiacalplatte, *X* sog. Krebssteine, *Ps* Präpyloricalstück, *Sz* Seitenzähne, *Sp* Seitenplatte mit dem unteren Seitenzahn, *Kl* Klappe zwischen beiden Kammern, *Coe* Coecum, *Hp* Einmündung des Hepatopankreas, *MD* Mitteldarm, *ZK* zangenförmige Klappe.

(Fig. 498). Der Vormagen (Kaumagen) besitzt mehrere nach innen vorragende, aus der inneren Chitinhaut hervorgegangene Kauplatten (Fig. 499). Bei dem Flußkrebs werden vor der Häutung von der Wand der Cardiacalkammer des Vormagens zwei runde Konkremente von kohlensaurem Kalk, die sog. Krebssteine, abgeschieden. In das Mesenteron münden die Ausführungsgänge sehr umfangreicher, vielfach gelappter Hepatopankreas-(Leber-)schläuche ein; auch finden sich bei zahlreichen Dekapoden dorsale Blinddärme vor. Als Exkretionsorgan fungiert die Antennendrüse (grüne Drüse beim Flußkrebs genannt); die Schalendrüse fehlt.

Das Nervensystem zeichnet sich durch die Größe des weit nach vorne gerückten Gehirns aus, von welchem die Augen- und Antennennerven entspringen. Das durch sehr lange Kommissuren mit dem oberen Schlundganglion (Gehirn) verbundene Bauchmark zeigt eine sehr verschiedene Konzentration, die bei den kurzschwänzigen Dekapoden ihre höchste Stufe

erreicht, indem alle Ganglien zu einem großen Brustknoten verschmolzen sind. Ebenso ist das System der Eingeweidenerven hoch entwickelt. Es findet sich ein unpaarer am Cerebralganglion und mit paariger Wurzel aus der Schlundkommissur entspringender Nerv, der den Kaumagen versorgt; der Enddarm erhält seine Innervation vom letzten Abdominalganglion.

Von Sinnesorganen treten am meisten die großen Facettenaugen hervor, zwischen denen im Larvenzustande ein medianes, dem unpaaren Naupliusauge gleichwertiges dreiteiliges Auge liegt, das in einigen Fällen auch bei dem ausgebildeten Tiere erhalten bleibt. Die Facettenaugen werden meist als Stielaugen von zwei beweglich abgesetzten Seitenstücken des Kopfes getragen, welche man lange Zeit als das vorderste Gliedmaßenpaar deutete. Statische Organe fehlen bei den *Cumaceen*. Bei den *Dekapoden* treten sie als statolithenhaltige, nach außen geöffnete Gruben im Basalgliede der vorderen Antennen, bei einigen *Schizopoden (Mysis)* in dem inneren Aste des 6. Abdominalfußes auf. Als Geruchsorgane fungieren die zarten Geruchsborsten an den vorderen Antennen (beim Männchen in viel größerer Zahl vorhanden); als Tastorgane dienen die Antennen, die Taster der Kiefer und wohl auch die Kieferfüße und Beine.

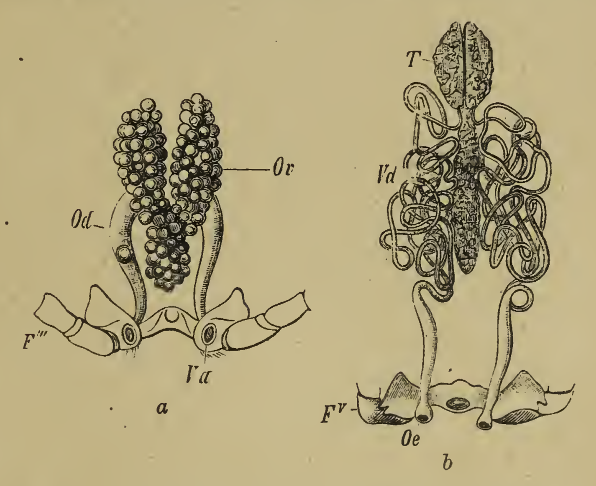


Fig. 500. Geschlechtsorgane von *Potamobius (Astacus)*. *a* weibliche (nach Suckow), *b* männliche (nach Brandt). *Ov* Ovarium, *Od* Ovidukt, *Va* Vulva am Basalglied des dritten Thorakalfußes (F^{III}), *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *Oe* Geschlechtsöffnung am Basalgliede des fünften Thorakalfußes (F^{V}).

Die Geschlechtsorgane (Fig. 500) liegen in der Brust und werden in der Regel durch einen unpaaren Abschnitt verbunden. Die weiblichen bestehen aus den Ovarien und paarigen Ovidukten, welche am Hüftgliede des drittletzten Beinpaares oder auf der Brustplatte zwischen diesem Beinpaare ausmünden. Die wie die Ovarien durch einen unpaaren Abschnitt verbundenen Hoden münden durch meist vielfach gewundene Samenleiter am Hüftgliede des letzten Beinpaares, seltener auf der Brust, in der Regel auf einem besonderen schlauchförmigen Begattungsorgane aus. Das erste und das zweite Paar der Bauchfüße dienen in der Regel beim Männchen als Hilfsorgane der Begattung (Fig. 496). Die Eier gelangen entweder in einen von lamellösen Plattenanhängen der Brustfüße gebildeten Brutbehälter (*Cumaceen*, viele *Schizopoden*), oder werden von dem Weibchen mittels einer Kittsubstanz, dem Sekrete besonderer Hautdrüsen, an den

mit Haaren besetzten Pleopoden befestigt und bis zum Ausschlüpfen der Jungen umhergetragen *(Dekapoden).*

Die Schalenkrebse erleiden großenteils eine Metamorphose, freilich unter sehr verschiedenen Modifikationen. Die *Cumaceen* sowie einige *Schizopoden (Mysideen)* verlassen mit vollzähliger Segmentierung und mit fast sämtlichen Extremitäten die Eihüllen. Dagegen schlüpfen fast alle *Dekapoden* in der als *Zoëa* bekannten Larvenform mit nur sieben (Fig. 501), zuweilen acht (Garneelen) (Fig. 502) Gliedmaßenpaaren des Vorderleibes, noch ohne die übrigen Brustsegmente, indessen mit langem, bereits gegliedertem, jedoch gliedmaßenlosem Abdomen aus. Die beiden Fühlerpaare der Zoëa sind kurz und geißellos, die Mandibeln

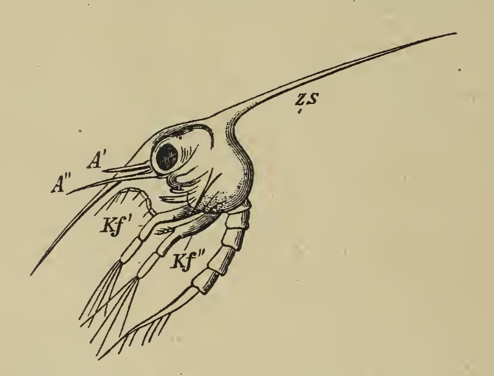


Fig. 501. Zoëa einer Krabbe *(Thia polita)* nach der ersten Häutung (nach Claus).

ZS Zoëastachel am Rücken, *A'*, *A''* die Antennenpaare, *Kf'*, *Kf''* die beiden Spaltfußpaare, welche dem ersten und zweiten Kieferfuße entsprechen.

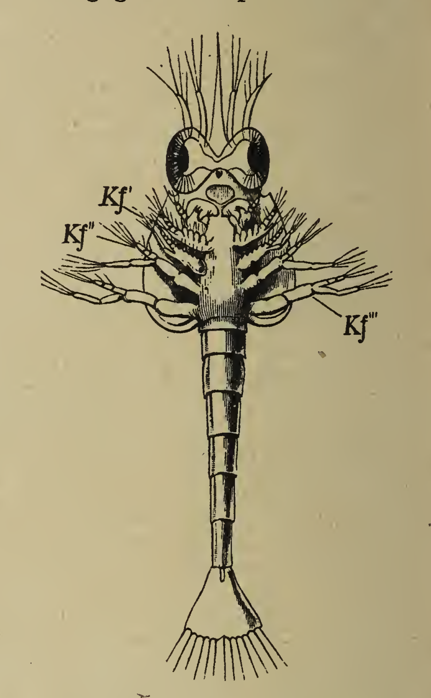


Fig. 502. Zoëa von *Hippolyte* (nach Claus).

Kf', *Kf''*, *Kf'''* die drei späteren Kieferfußpaare, welche als spaltästige Schwimmfüße fungieren.

ohne Taster, die Maxillen bereits gelappt und in den Dienst der Mundes gezogen; die zwei vorderen Maxillarfüße sind Spaltfüße und fungieren als zweiästige Schwimmfüße, hinter denen bei den langschwänzigen Dekapoden auch noch der Kieferfuß des dritten Paares als Spaltfuß hinzutritt. Kiemen fehlen noch und werden durch die dünnhäutigen Seitenflächen des Kopfbrustschildes vertreten, unter welchem eine beständige Wasserströmung in der Richtung von hinten nach vorne unterhalten wird. Ein kurzes Herz mit ein oder zwei Spaltenpaaren ist vorhanden. Die Facettenaugen erscheinen von ansehnlicher Größe, aber noch nicht auf abgesetztem Augenstiele. Daneben findet sich zwischen beiden noch das unpaare dreiteilige Naupliusauge. Die Zoëalarven der kurzschwänzigen Dekapoden (Krabben) sind in der Regel mit stachelförmigen Fortsätzen, gewöhnlich mit einem Stirnstachel, einem langen, gekrümmten Rückenstachel und zwei seitlichen

Stachelfortsätzen des Kopfbrustpanzers bewaffnet und besitzen nur fünf freie Abdominalsegmente, da das sechste Segment noch mit dem Telson vereinigt ist (Fig. 505 *a*).

Übrigens stellt die *Zoëa* keineswegs überall die niedrigste Larvenstufe dar. Es gibt Thorakostraken, welche als *Nauplius,* wie *Euphausia, Penaeus* (Fig. 503 *a*), oder als *Metanauplius (Lucifer)* das Ei verlassen.

In der Entwicklung von *Penaeus* und *Sergestiden* tritt ein weiteres Larvenstadium, die *Protozoëa,* auf. Sie (Fig. 503 *b*) ist dadurch charakterisiert, daß eine kleine, den Kopf bedeckende Schale entwickelt erscheint, die Segmente des Thorax bereits angelegt sind, aber das langgestreckte, mit Furcalästen endigende Abdomen nicht oder unvollständig gegliedert ist. Von Gliedmaßen sind die ersten sieben vorhanden; die Antennen zeigen eine ähnliche Formgestaltung wie im Naupliusstadium und die Maxillarfüße dienen der Schwimmbewegung. *Sergestes* schlüpft in diesem Zustande aus. Ein entsprechendes Larvenstadium in der Entwicklung der *Euphausiden* ist die sog. *Calyptopis,* von der Protozoëa durch den Besitz nur eines Maxillarfußes unterschieden (Fig. 507).

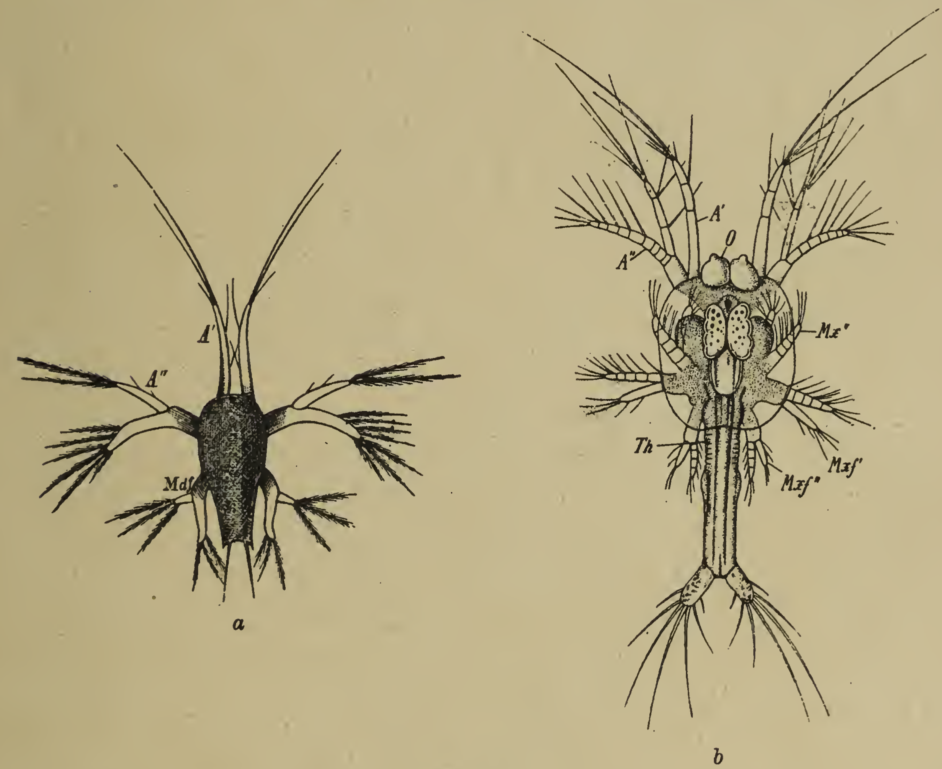


Fig. 503.

a Nauplius ca. $^{50}/_{1}$, *b* Protozoëa von *Penaeus* (nach Fr. Müller). $^{16}/_{1}$ *A'* erste, *A"* zweite Antenne, *Mdf* Mandibularfuß, *Mx"* zweite Maxille, *Mxf', Mxf"* erster und zweiter Maxillarfuß, *Th* Anlagen des dritten bis achten Thorakalsegmentes, *O* Anlage des Stielauges.

Während des Wachstums der Zoëa, deren weitere Umwandlung eine ganz allmähliche und überaus verschiedene ist, sprossen unter dem Kopfbrustschild die fehlenden fünf — bei den Krabbenzoëen sechs — Beinpaare der Brust und am Abdomen die Pleopoden hervor. Die Zoëen der Garneelen gehen schließlich in ein den Schizopoden ähnliches Stadium (sog. *Mysisstadium)* (Fig. 504) über, welches dadurch ausgezeichnet ist, daß die Brustfüße als Schizopodenfüße einen äußeren Schwimmfußast tragen. Bei *Anomuren* und *Brachyuren* hingegen treten die Brustfüße in ihrer definitiven Gestalt als einästige Gangbeine auf, ohne daß es zur Anlage eines Außenastes kommt. Dieser in seiner äußeren Erscheinung zoëaähnliche, dem Mysisstadium der *Macruren* entsprechende Larvenzustand wird *Metazoëa* genannt (Fig. 510). Im Mysisstadium schlüpfen die marinen *Astaciden* aus. Als Endstadium der Metamorphose erscheint bei den *Penaeiden* und *Carididen* das *erste Garneelstadium,* in welchem die Exopoditen der Thoraxfüße bereits verloren gegangen sind; die Metazoëa der Krabben und Anomuren geht in die sog. *Megalopa* (Fig. 505 *b*) über, die bei *Anomuren* dem geschlechtsreifen Formzustand sehr nahe steht, bei *Brachyuren* noch vom Geschlechtstiere durch den Besitz eines Schwanzfächers und ansehnlichere Größe des Abdomens abweicht.



Fig. 504. Mysisstadium des Hummers (nach G. O. Sars, etwas verändert). ca. $^7/_1$
R Rostrum, *A'*, *A''* Antennen, *Kf'''* dritter Kieferfuß, *F'* erster Gehfuß.

Die Metamorphose ist mehr oder minder völlig in Ausfall gekommen bei *Potamobius (Astacus), Periclimenes, Potamon (Telphusa), Gecarcinus* u. a., deren ausschlüpfende Junge eine der Geschlechtsform sehr ähnliche Ausbildung besitzen.

Die Schalenkrebse sind größtenteils Meeresbewohner und ernähren sich von tierischen Stoffen. Die meisten schwimmen vortrefflich, andere, wie zahlreiche Krabben, bewegen sich gehend und laufend und vermögen oft mit großer Behendigkeit rückwärts und nach den Seiten zu schreiten. In den Scheeren ihrer vorderen Brustfüße haben sie meist kräftige Verteidigungswaffen. Abgesehen von den mehrmaligen Häutungen im Jugendzustande werfen auch die geschlechtsreifen Tiere einmal oder mehrmals im Jahre die Cuticula ab *(Dekapoden)* und bleiben dann einige Zeit mit der neuen, noch weichen Hautcuticula in geschützten Schlupfwinkeln. Einige Brachyuren vermögen längere Zeit vom Meere entfernt auf dem Lande in Erdlöchern zu leben. Diese Landkrabben unternehmen meist zur Zeit der Eierlage gemeinsame Wanderungen nach dem Meere und kehren später mit ihrer groß gewordenen Brut nach dem Lande zurück *(Gecarcinus ruricola).* Die ältesten bis jetzt bekannt gewordenen fossilen Thoracostraken sind langschwänzige Dekapoden aus dem Devon *(Palaeopalaemon)* und dem Karbon *(Anthrapalaemon, Pygocephalus).*

1. Unterordnung: *Schizopoda, Spaltfüßer.*[1]) Vorwiegend kleine Schalenkrebse mit meist zarthäutigem Kopfbrustschild und acht Paaren ziemlich gleichartig gestalteter Spaltfüße am Thorax, zuweilen mit Kiemen.

In dieser Krebsgruppe lassen sich zwei Formenreihen unterscheiden, so daß von Boas ihre Auflösung in zwei Gruppen *Euphausiacea* und *Mysidacea* vorgenommen wurde; erstere leitet zu den Dekapoden, letztere zu den Cumaceen hin.

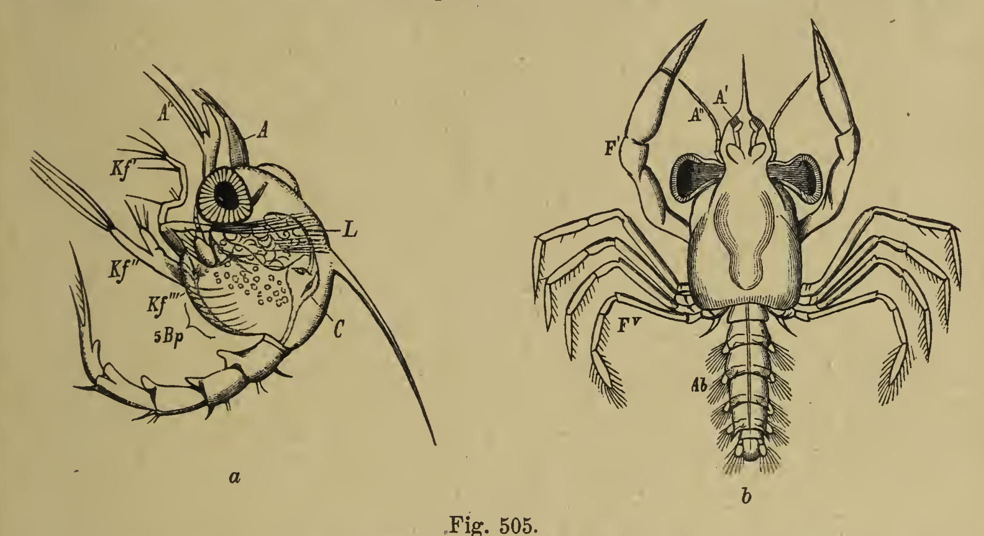


Fig. 505.

a Zoëa von *Inachus scorpio* in vorgeschrittenem Stadium mit den Anlagen des dritten Kieferfußes *(Kf''')* und der fünf Gehfußpaare *(5 Bp)*. *C* Herz, *L* Leber, *A'*, *A''* die beiden Antennenpaare, *Kf'* erster, *Kf''* zweiter Kieferfuß. — *b* Megalopa-Stadium von *Portunus*. *Ab* Abdomen, F^{I} bis F^{V} erster bis fünfter Gehfuß (nach Claus).

In ihrer äußeren Erscheinung zeigen die Schizopoden den Habitus der langschwänzigen Dekapoden, da sie wie diese einen langgestreckten, meist ziemlich stark komprimierten Körper mit ansehnlichem, die kurzen Brust-

---

[1]) Außer Kröyer, Willemoes-Suhm, Delage, Boas, E. van Beneden, Norman vgl. G. O. Sars, Histoire naturelle des Crustacées d'eau douce de Norvège. Christiania 1867. E. Metschnikoff, Ueber den Naupliuszustand von Euphausia. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXI. 1871. G. O. Sars, Carcinologiske Bidrag til Norges Fauna. Mysider. Christiania 1870, 1872. C. Claus, Zur Kenntnis der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arb. zool. Inst. Wien. V. 1884. G. O. Sars, Report on the Schizopoda coll. by H. M. S. Challenger. 1885. J. Nusbaum, L'embryologie de Mysis chamaeleo. Arch. Zool. expérim. 1887. P. Butschinsky, Zur Entwicklungsgeschichte der Mysiden. Schrift. neuruss. Ges. d. Naturf. (russ.). Odessa 1890. R. S. Bergh, Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. Zool. Jahrb. VI. 1893. J. Wagner, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. Arb. Nat. Ges. Petersburg 1896. C. Chun, Atlantis. Bibl. Zool. XIX. 1896. E. Taube, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCII. 1909. H. J. Hansen, The genera and species of the order Euphausiacea. Bull. Inst. Océanogr. Monaco 1911. C. Zimmer, Untersuchungen über den inneren Bau von Euphausia superba. Bibl. Zool. Bd. 26. 1913. F. Raab, Beitrag zur Anatomie und Histologie der Euphausiiden. Arb. zool. Inst. Wien. XX. 1914.

segmente mehr oder minder vollkommen überdeckendem Kopfbrustschild und mächtig entwickeltem Abdomen besitzen (Fig. 506). Auch läßt das Brustschild eine größere Zahl von Thorakalsegmenten *(Mysiden)*, im früheren Larvenalter *(Euphausia)* sogar wie bei *Nebalia* sämtliche Segmente des Thorax frei, von denen später eine größere oder geringere Zahl an der Rückenseite in den Schild einbezogen wird.

Die vorderen Antennen tragen zwei lange Geißeln, die zweite Antenne, die nur eine sehr lange Geißel besitzt, eine Schuppe. Die Mandibeln sind mit einem Taster versehen. Von den Maxillen weisen die vorderen meist zwei Kauladen, die hinteren eine größere Zahl von Laden nebst äußerer lamellöser Platte auf (Fig. 462 *c*, 463 *b, c*). Die Thoraxfüße bleiben fast durchaus im Dienste der Lokomotion und sind Spaltfüße, welche durch den Besitz eines vielgliedrigen borstenbesetzten Außenastes zur Strudelung und Schwimmbewegung geeignet erscheinen. Bei den *Euphausiacea* besitzen alle einen Epipoditen. Bei den *Mysidacea* stehen das erste oder die beiden vorderen Paare durch kürzere und gedrungenere Form und das vordere Paar auch durch Ladenfortsätze des Stammes in näherer Beziehung zu den Mundwerkzeugen; bei den *Mysiden* trägt nur letzteres einen Epipoditen. Der Hauptast des Beines ist immer verhältnismäßig dünn und schmächtig und endet mit einfacher schwacher Klaue. Zuweilen wird das vorletzte Glied mehrgliedrig (Tarsalgeißel). Selten *(Thysanopoda, Euphausia)* bleiben das letzte oder beide letzte Beinpaare bis auf die mächtig entwickelten Kiemenanhänge (Epipoditen) rudimentär. Die Pleopoden sind im weiblichen Geschlechte zuweilen *(Mysideen)* sehr klein, im männlichen Geschlechte aber stets wohl entwickelt und tragen ausnahmsweise (*Siriella*-Männchen) auch Kiemen. Das Fußpaar des sechsten, meist sehr gestreckten Abdominalsegmentes ist zweiästig, lamellös, schließt bei den *Mysideen* in der inneren Lamelle eine Statocyste ein (Fig. 506) und bildet mit dem Telson eine mächtige Schwimmflosse.



Fig. 506. *Mysis relicta.* Weibchen mit Brutblättern (nach G. O. Sars).
Gb Statolithenblase im Schwanzfächer. ca. 4/1

Die innere Organisation schließt sich bei den *Euphausiacea* an jene der Dekapoden, bei den *Mysidacea* teilweise an die der Cumaceen an. Das

Herz ist bei den *Euphausiacea* kurz sackförmig und besitzt 2—3 Paare Ostien, bei den *Mysideen* dagegen ist es langgestreckt und mit zwei Spaltenpaaren versehen. Kompliziert gebaute augenähnliche Leuchtorgane finden sich bei *Euphausiiden* neben dem Stielauge, an den Seiten des zweiten und zweitletzten Thorakalfußes und vier unpaare zwischen den vier ersten Abdominalbeinen (vgl. pag. 174 und Fig. 141). Das Naupliusauge ist zuweilen erhalten.

Die Männchen sind von den Weibchen durchwegs verschieden. Erstere besitzen an den Vorderfühlern eine kammförmige Erhebung mit zahlreichen Riechhaaren und sind durch die ansehnlichere Größe der Abdominalfüße, von denen die vorderen bei den *Euphausiacea* mit Kopulationsanhängen versehen sind, zu rascherer Bewegung befähigt, welcher wiederum das größere Atmungsbedürfnis und der Besitz von Kiemenanhängen bei *Siriella* entspricht. Die Männchen der *Mysidacea* besitzen am letzten Brustfuße einen Penis. Der Same wird bei den *Euphausiiden* in Spermatophoren an eine Spermatheca des weiblichen Körpers gebracht. Die Weibchen der *Mysidacea* tragen an den Brustfüßen Brutblätter zur Bildung eines Brutraumes, in welchem wie bei den Cumaceen und Arthrostraken die großen Eier ihre Entwicklung durchlaufen; bei den *Euphausiiden* werden Eiersäckchen gebildet. Die Jungen verlassen bei den *Mysideen* den Brutraum meist schon im Besitze sämtlicher Extremitäten. Die junge *Euphausia* dagegen schlüpft als Naupliuslarve aus, an der alsbald die drei nachfolgenden Gliedmaßenpaare in Form wulstförmiger Erhebungen auftreten. Später folgen die der Protozoëa und Zoëa entsprechenden *Calyptopis*-Stadien, die sich von ersteren durch den Besitz nur des ersten Maxillarfußes unterscheiden (Fig. 507).

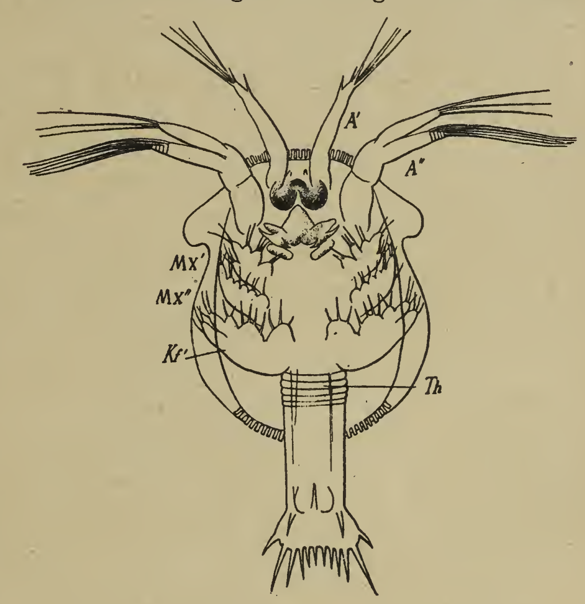


Fig. 507. Calyptopisstadium von *Euphausia*.
A' erste, *A''* zweite Antenne, *Mx'* erste, *Mx''* zweite Maxille, *Kf'* erster Maxillarfuß, *Th* Thorakalsegmente (nach Claus). ca. 37/1

Die Schizopoden gehören mit seltener Ausnahme dem Meere an.

1. Sektion. *Euphausiacea*. Schale fast alle Thoraxsegmente umfassend, nur das letzte Thoraxsegment erhält sich als freier Abschnitt. Erster Brustfuß wenig von den folgenden abweichend. Die zwei hinteren Brustfüße mehr oder minder rudimentär. Kiemen unbedeckt, die hinteren größer. Telson sehr schlank, nahe am Hinterende mit zwei lanzettförmigen Anhängen. Weibchen ohne Brutblätter.

Fam. *Euphausiidae.* Meist mit Leuchtorganen. *Euphausia pellucida* Dana. Weit verbreitet. *Meganyctiphanes norvegica* Sars, Atlant. Oz., Mittelmeer. *Thysanopoda tricuspidata* M.-E. Südatlant. u. Still. Oz. *Nematoscelis megalops* O. Sars, Atlant. Oz. *Stylocheiron mastigophorum* Chun, Atlant. Oz., Mittelmeer.

2. Sektion. *Mysidacea.* Die fünf letzten Thoraxsegmente erhalten sich frei. Erstes bis zweites Brustfußpaar als Kieferfüße ausgebildet. Beim Weibchen Brutblätter.

Fam. *Lophogastridae.* Schale groß, mehr oder minder verkalkt. Erster Brustfuß ein gedrungener Maxillarfuß. An den Brustfüßen Kiemen, teilweise von der Schale bedeckt. Brutblätter des Weibchens an allen sieben Brustfüßen. *Lophogaster typicus* Sars, Norwegen, Kap der guten Hoffnung. *Gnathophausia gigas* Will.-Suhm, über 14 *cm* lang, Tiefseeform, Nordatlant. Oz., Südsee.

Fam. *Mysidae.* Schale in der Regel klein. Zwei Paare von Maxillarfüßen. Die Brustfüße meist mit Tarsalgeißel. Kiemenanhänge der Brustfüße fehlen. Abdominalfüße des Weibchens klein. Statische Organe in dem Innenast der Schwanzfüße. Brutblätter an den zwei oder drei hinteren Brustfüßen. *Neomysis vulgaris* Thomps., *Macromysis flexuosa* Müll. Nord- und Ostsee. *Mysis relicta* Lov., in Binnenseen Nordeuropas (Fig. 506). *Leptomysis mediterranea* O. Sars, Mittelmeer. *Mysidopsis gibbosa* O. Sars, Nordsee, Mittelmeer. *Siriella thompsoni* M.-E., Männchen mit Kiemenanhängen an den Abdominalfüßen. Weit verbreitet.

2. Unterordnung. *Decapoda,*[1]) *zehnfüßige Krebse.* Thorakostraken mit großem Rückenschilde, welches meist mit allen Segmenten des Kopfes und der Brust verwachsen ist, mit drei Kieferfußpaaren und zehn teilweise mit Scheeren bewaffneten Gehfüßen.

---

[1]) Herbst, Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse. 3 Bde. Berlin 1782—1804. Spence Bate, On the development of Decapod Crustacea. Philos. Transact. Roy. Soc. London 1859. Fr. Müller, Die Verwandlung der Garneelen. Arch. f. Naturg. XIX. 1863. V. Hensen, Studien über das Gehörorgan der Dekapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIII. 1863. P. Mayer, Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jen. Zeitschr. XI. 1877. C. Grobben, Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden etc. Arb. zool. Inst. Wien. I. 1878. J. E. V. Boas, Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. Vidensk. Selsk. Skr. Kjöbenhavn 1880. Th. Huxley, Der Krebs. Leipzig 1881. W. K. Brooks, Lucifer. a study in Morphology. Phil. Transact. London 1882. H. Reichenbach, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebses. Abh. Senckenberg. Nat. Ges. Frankfurt 1886. C. Spence Bate, Report on the Crustacea Macrura. Challenger-Rep. XXIV. 1888. H. C. Bumpus, The Embryology of the American Lobster. Journ. Morph. V. 1891. E. Bouvier, Recherches anatomiques sur le système artériel des Crustacés Décapodes. Ann. sc. natur. 1891. W. K. Brooks and F. H. Herrick, The Embryology and Metamorphosis of the Macroura. Mem. Nation. Acad. scienc. Washington 1891. P. Marchal, Recherches anatom. et physiol. sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. Arch. Zool. expér. 1892. A. Ortmann, Das System der Dekapodenkrebse. Zool. Jahrb. IX. 1897. A. Alcock, Catalogue of the Indian Decapod Crustacea in the Collection of the Indian Museum. Calcutta 1901—1906. C. W. Prentiss, The Otocyst of Decapod Crustacea. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XXXVI. 1901. F. Doflein, Brachyura. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exp. VI. 1904. L. A. Borradaile, On the Classification of the Decapod Crustaceans. Ann. Mag. nat. hist. 1907. Vgl. außerdem die Schriften von Leach, Rathke, Lereboullet, Dohrn, G. O. Sars, G. H. Parker, Gilson, Brocchi, Sabatier, Cano, Faxon, Weldon, Kingsley, Miers, Henderson, Coutière, Andrews u. a.

Kopf und Thorax sind vollständig von dem Rückenschild überdeckt, dessen Seitenflügel über den Basalgliedern der Kieferfüße und Beine eine die Kiemen bergende Atemhöhle bilden, in welcher die schwingende Atemplatte der zweiten Maxillen die Wasserströmung unterhält (Fig. 497). Nur das letzte mehr oder minder beweglich bleibende Thoraxsegment kann sich als freier Abschnitt getrennt erhalten. Das Stirnende des Kopfschildes läuft zwischen den Augen in einen Stachel (Rostrum) aus. Das feste kalkhaltige Integument des Rückenschildes zeigt vornehmlich bei den größeren Formen symmetrische, durch die Ausbreitung der unterliegenden inneren

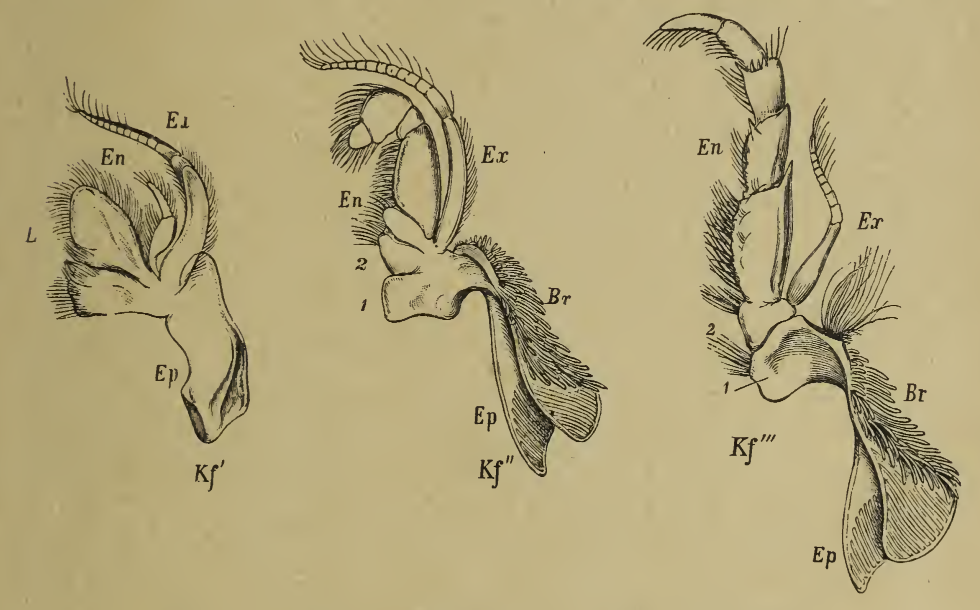


Fig. 508. Die drei Kieferfußpaare von *Potamobius (Astacus).*

Kf' Erster Kieferfuß, *En* Endopodit, *L* Kauladen, *Ex* Exopodit, *Ep* Epipodialplatte. *Kf''* Zweiter Kieferfuß, *Br* Epipodialkieme, *1*, *2* die Glieder des Stammes. *Kf'''* Dritter Kieferfuß.

Organe bedingte Erhebungen, welche als bestimmte, nach jenen benannte Regionen unterschieden werden.

Eine sehr verschiedene Gestalt und Größe zeigt das Abdomen. Bei den *Macrura* erreicht es einen bedeutenden Umfang und besitzt außer den fünf Fußpaaren, von denen freilich oft das vordere im weiblichen Geschlechte verkümmert, eine große Schwimmflosse (Telson und großes Schwimmfußpaar des sechsten Segmentes). Bei den *Brachyura* dagegen reduziert sich das Abdomen auf eine breite (Weibchen) oder schmale trianguläre (Männchen) Platte, die deckelartig über das ausgehöhlte Sternum umgeklappt wird und der Schwanzflosse entbehrt. Auch sind hier die Fußpaare stielförmig und finden sich beim Männchen nur an den zwei vorderen Segmenten entwickelt. Am Abdomen der *Anomura* ist die Schwanzflosse meist reduziert (Fig. 509).

Die inneren Antennen, bei den *Brachyuren* oft in seitlichen Gruben versteckt, entspringen meist unterhalb der beweglich eingelenkten Augenstiele und bestehen aus einem dreigliedrigen Schaft und aus zwei bis drei vielgliedrigen Geißeln. Die zweiten Antennen inserieren sich meist an der Außenseite der ersteren etwas abwärts an einer flachen, vor dem Munde gelegenen Platte (*Epistom,* Mundschild) und besitzen bei den guten Schwimmern einen schuppenförmigen lamellösen Anhang. An ihrer Basis erhebt sich ein an der Spitze durchbohrter Höcker, auf welchem der Ausführungsgang der Antennendrüse ausmündet (Fig. 496).

Von den Mundteilen sind die Mandibeln überaus verschieden gestaltet, aber in der Regel mit einem zwei- bis dreigliedrigen Taster versehen (Fig. 461 *d*), der bei Garneelen auch fehlen kann. Die vorderen Maxillen bestehen aus zwei Laden und einem meist einfachen Taster (Fig. 462 *d*). Die hinteren Maxillen, an welchen meist vier Laden (zwei Doppelladen) nebst Taster unterschieden werden, tragen als Exopodit eine große borstenrandige, schwingende Atemplatte (Fig. 463 *d*). Es folgen sodann drei Paare von Kieferfüßen, welche einen Geißelast (Exopodit), aber auch einen epipodialen Anhang mit Epipodialkieme besitzen (Fig. 508). So bleiben von den Gliedmaßen der Brust nur fünf Paare als Beine zur Verwendung, von denen die beiden hinteren zuweilen verkümmern, ja in seltenen Fällen infolge von Rückbildung ganz ausfallen können *(Lucifer).* Die zugehörigen Brustsegmente bilden auf der Bauchseite eine zusammenhängende, bei den Brachyuren überaus breite Platte. Die Beine bestehen aus sieben Gliedern und enden häufig mit einer Scheere oder Greifhand. Selten *(Penaeus, Pasiphaea)* tragen sie noch einen kleinen Exopoditen.

Das Herz (Fig. 498) ist kurz und von drei Spaltenpaaren durchbrochen, das Arteriensystem reich ausgebildet. Die Kiemen liegen als feder- oder büschelförmige Anhänge der Maxillar- und Thoraxfüße in einer geräumigen, von den Seitenflügeln des Cephalothoraxschildes überwölbten Kiemenhöhle. Den Wechsel des Wassers in letzterer besorgt die schwingende Platte der zweiten Maxille, durch welche das in der Kiemenhöhle enthaltene Wasser durch die vordere Öffnung letzterer herausgedrängt wird und frisches Wasser durch die ventrale Längsspalte oder eine besondere Öffnung vor dem 1. Brustfuße (Krabben) einströmt. Bei den am Lande lebenden Krabben sind verschiedene Einrichtungen vorhanden, die Kiemen feucht zu erhalten. Bei dem gleichfalls zu längerem Aufenthalt auf dem Lande befähigten sog. Palmendieb *(Birgus latro)* ist die mit Luft gefüllte Kiemenhöhle an ihrer Decke mit baumförmigen Excrescenzen besetzt, welchen ein respiratorisches Gefäßnetz zugehört, und erscheint somit als eine Art Lunge.

Die Geschlechter sind getrennt; *Lysmata seticaudata* ist hermaphroditisch. Die Männchen zeichnen sich durch reichere Entwicklung der Spürborsten, schlankere Form des Abdomens sowie durch Ausbildung der beiden vorderen Pleopodenpaare zu Kopulationsorganen aus. An den Vasa deferentia bei *Brachyuren* ist das Vorhandensein von drüsigen Anhängen

zu bemerken. Fast überall werden Spermatophoren gebildet. Die Samenkörper sind stern- oder nagelförmig (Fig. 77 *c*). Am Ovidukte findet sich bei *Brachyuren* ein Receptaculum seminis.

Die Entwicklung ist mit wenigen Ausnahmen eine Metamorphose. Selten verlassen die marinen Dekapoden die Eihülle im Nauplius- oder Protozoëastadium (Fig. 503), meist als Zoëa (Fig. 501, 502). Bei den marinen Astaciden schlüpfen die Jungen im Mysisstadium aus (Fig. 504). Zuweilen ist die Metamorphose fast vollständig ausgefallen; die ausschlüpfenden Jungen von *Potamobius (Astacus)* stimmen bis auf die noch rudimentäre Schwanzflosse mit dem ausgebildeten Tiere überein.



Fig. 509. *Eupagurus (Pagurus) bernhardus* (aus règne animal). $^2/_3$

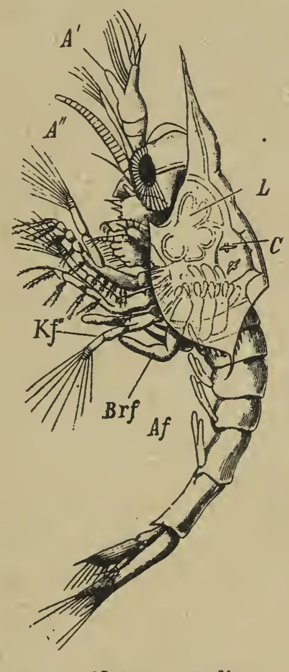


Fig. 510. Metazoëastadium von *Galathea* (nach Claus).
L Leber, *C* Herz, *A'*, *A''* erste und zweite Antenne, *Kf'''* dritter Maxillarfuß, *Brf* Brustfüße, *Af* Abdominalfüße.

Die Dekapoden leben vorzugsweise im Meere, einige im Süßwasser, manche können auch auf dem Lande leben.

1. Sektion. *Macrura natantia.* Körper mehr oder weniger komprimiert, Abdomen gut entwickelt. Erstes Abdominalsegment nicht auffällig kleiner als die folgenden. Zweite Antenne in der Regel mit großer Schuppe. Brustfüße schlank. Abdominalfüße kräftige Schwimmbeine.

Fam. *Penaeidae,* Geißelgarneelen. Dritter Brustfuß stets mit Scheere. Dritter Maxillarfuß beinförmig. Die Epimeren des 1. Abdominalsegmentes werden nicht von den Vorderrändern des 2. bedeckt. Kiemen doppelt gefiedert (Dendrobranchien). Mit rudimentären Exopoditen an den Brustfüßen. Keine Brutpflege. Die Metamorphose ist eine viel vollständigere. *Penaeus trisulcatus* Leach (*caramote* Risso). Mittelmeer, Atlant.-Oz. *Sicyonia carinata* Ol. (*sculpta* M. E.), Mittelmeer. Hier schließen sich an die pelagischen Formen *Sergestes arcticus* Kröy., Atlant. Oz., Mittelmeer. *Lucifer typus*

Thomps. Beide letzte Brustfüße und die Kiemen fehlen. Atlant. Oz., Mittelmeer. Verwandt ist: *Stenopus hispidus* Ol., Ind. Oz.

Fam. *Carididae (Eucyphidea),* Garneelen. Nur die beiden vorderen Brustfüße mit Scheeren. Der Expodit des ersten Maxillarfußes am Außenrand mit lappenartigem Vorsprung (Eucyphidenanhang). Die Epimeren des zweiten Abdominalsegments sind groß und bedecken den Hinterrand der Epimeren des ersten Abdominalsegments. Kiemen mit verbreiterten Blättern (Phyllobranchien). Zuweilen noch Exopoditen an den Brustfüßen. *Pasiphaea sivado* Risso, Mittelmeer, Atlant., Ind. Oz. *Atyaëphyra (Caridina) desmaresti* Joly. Im Süßwasser. Südeuropa. *Troglocaris schmidti* Dorm. Blind. In den Gewässern der Höhlen in Krain. *Alpheus dentipes* Guér. *A. ruber* Costa, *Athanas nitescens* Leach, *Pandalus pristis* Risso (*narwal* Fabr.). *Hippolyte cranchii* Leach, *Virbius viridis* Otto. *Lysmata seticaudata* Risso. Hermaphroditisch. *Pontonia custos* Forsk. (*tyrrhena* Risso), lebt zwischen den Schalen von Pinna, auch in Spongien. *Typton spongicola* Costa. In Spongien. Alle im Mittelmeere. *Leander (Palaemon) squilla* L., europ. Meere. *Periclimenes migratorius* Hell. (*Palaemonetes varians* Leach), im Süßwasser, Südeuropa, im Brackwasser im Norden. *Palaemon acanthurus* Wgm., Brasilien. *Processa (Nika) edulis* Risso, Mittelmeer. *Crangon vulgaris* F., europ. Meere.

2. Sektion. *Macrura reptantia.* Körper nicht komprimiert. Abdomen gut entwickelt. Erstes Abdominalsegment kleiner als die folgenden. Schuppe der zweiten Antenne selten blattförmig, oft stachelförmig oder fehlend. Brustfüße kräftig. Abdominalfüße nicht zum Schwimmen geeignet.

Fam. *Eryonidae.* Körper abgeflacht, Cephalothorax breit. Augen vom Stirnrand bedeckt, oft reduziert. Dritter Maxillarfuß beinförmig. Brustfüße siebengliedrig, vier bis fünf mit Scheeren. Tiefseeformen. *Polycheles typhlops* Hell., Atlant. Oz., Mittelmeer. *Willemoesia leptodactyla* Will.-Suhm., Mittelmeer, Atlant. u. Pazif. Oz.

Fam. *Loricata,* Panzerkrebse. Körper zylindroid oder abgeflacht. Abdomen breit. Panzer dick. Schwanzflosse im hinteren Teile weichhäutig. Schuppe fehlt. Brustfüße sechsgliedrig, enden mit Klauen. Männchen ohne Sexualanhänge. Kiemen sind büschelförmig (Trichobranchien). Die blattförmigen pelagischen Larven wurden früher als *Phyllosoma* beschrieben. *Palinurus vulgaris* Latr. Languste, *Scyllarus arctus* L. Bärenkrebs, atlant. Küste Europas, Mittelmeer. *Palinurellus gundlachi* Marts., Westindien.

Fam. *Astacidae.* Ziemlich große Dekapoden von zylindroidem Körper und gut entwickeltem Abdomen. Zweite Antenne mit ziemlich großer Schuppe. Die drei vorderen Brustfüße mit Scheeren, erster viel stärker. *Nephrops norvegicus* L., Norwegen, Mittelmeer. *Astacus gammarus* L. (*Homarus vulgaris* M. E.), Hummer, Mittelmeer, Atlant. Oz., Nordsee. *Potamobius astacus* L. (*Astacus fluviatilis* Rond.), Flußkrebs, Süßwasserform, Europa (Fig. 496). *P. torrentium* Schrank, Mitteleuropa. *P. leptodactylus* Eschz., Südrußland, Ungarn. *Cambarus pellucidus* Tellk., blind, in der Mammuthöhle von Kentucky.

3. Sektion. *Anomura.* Abdomen seltener wohl entwickelt, meist von mäßiger Größe mit nach vorn umgeschlagener, meist reduzierter Schwanzflosse. Das letzte, zuweilen auch das vorausgehende Paar der Brustfüße in Größe und Ausbildung verschieden. Die Kieferfüße des dritten Paares beinförmig. Die Zoëalarven besitzen beim Ausschlüpfen die Anlage des dritten Kieferfußpaares, zeigen sonst im wesentlichen den Habitus der Garneellarven. Auf dieses Stadium folgt bei Thalassiniden ein Mysisstadium; sonst die Metazoëa (Fig. 510).

Fam. *Thalassinidae.* Körper zylindroid, Abdomen wohl entwickelt, flachgedrückt. Schale verhältnismäßig klein. Zweite Antenne mit oder ohne Schuppe. Fünftes Thorakalsegment freibeweglich. Dritter Thorakalfuß stets ohne Scheere. Graben sich im Ufersande ein. Führen zu den Paguriden hin. *Callianassa subterranea* Mont., Mittelmeer, Nordsee. *Thalassina anomala* Hbst., Indopazif. Oz. *Upogebia (Gebia) litoralis* Risso, Mittelmeer. *Calliaxis adriatica* Hell., Nördl. Adria.

Fam. *Paguridae,* Einsiedlerkrebse. Abdomen langgestreckt, meist weichhäutig und asymmetrisch, mit schmaler Afterflosse und stummelförmigen Bauchfüßen (Fig. 509). Erstes Fußpaar mit kräftigen Scheeren, die beiden letzten verkümmert. Sexualanhänge beim Männchen zuweilen fehlend. Suchen leere Schneckengehäuse zum Schutze ihres weichhäutigen Hinterleibes auf. *Paguristes oculatus* Hbst. (*maculatus* Risso), *Clibanarius misanthropus* Risso, Mittelmeer. *Pagurus calidus* Risso, Atlant. Oz., Mittelmeer. *Eupagurus bernhardus* L., Atlant. Oz., Nordsee (Fig. 509). *E. prideauxi* Leach, Atlant. Oz., Mittelmeer. *Coenobita rugosa* M. E., Ind. u. Still. Oz. *Birgus latro* Hbst. Kiemenhöhle fungiert als Lunge. Kiemen klein. Lebt in Erdlöchern. Ostindien.

Fam. *Galatheidae.* Körper abgeflacht, mit wohlentwickeltem Abdomen, das gewöhnlich eingeschlagen getragen wird. Schwanzflosse wohl ausgebildet. Schuppe selten ein stachelartiger Anhang, meist fehlend. Fünfter Brustfuß in der Kiemenhöhle versteckt. *Galathea squamifera* Leach, *G. strigosa* L., Atlant. Oz. Mittelmeer. *Munida bamffica* Penn. (*rugosa* Fabr.) Mittelmeer. *Aeglea laevis* Latr. Im Süßwasser. Südamerika. Hier schließt sich an *Porcellana platycheles* Penn., *P. longicornis* Penn., Mittelmeer, Atlant. Oz.

Fam. *Hippidae,* Sandkrebse. Mit länglichem Kopfbruststück und umgeschlagenem Endteil des Abdomens. Erstes Beinpaar des Thorax meist mit fingerförmigem Endgliede, die nachfolgenden breit und kurz, letztes schwach, in der Kiemenhöhle versteckt. Sexualanhänge des Männchens fehlen. *Hippa emerita* L., lebt im Meeressande vergraben. Brasilien. *Remipes testudinarius* Latr., Südsee. *Albunea symnista* L., Mittelmeer, Ind. Oz.



Fig. 511. *Potamon (Telphusa) fluviatile* (aus règne animal). 1/2

4. Sektion. *Brachyura,* Krabben. Körper gedrungen, mit Gruben zur Aufnahme der kurzen inneren Antennen und sog. Orbitae, Höhlen zur Aufnahme der Stielaugen (Fig. 511). Hinterleib kurz und verkümmert, ohne Schwanzflosse, gegen die vertiefte Unterfläche der Brust umgeschlagen, im männlichen Geschlechte schmal zugespitzt und nur mit einem, seltener mit zwei Fußpaaren, im weiblichen breit mit vier Paaren von Füßen. Das dritte Paar der Kieferfüße mit breiten platten Gliedern, die vorausgehenden Mundteile völlig bedeckend. Die ausschlüpfenden Zoëalarven, von gedrungener Form, mit nur zwei Spaltfußpaaren und fünf freien Abdominalsegmenten, meist mit Stirn- und Rückenstachel, treten später in die Megalopaform ein (Fig. 505). Viele sind Landbewohner.

1. Tribus. *Notopoda,* Rückenfüßer. Cephalothorax rundlich oder viereckig. Die zwei letzten Beinpaare der Brust sind kleiner und auf den Rücken hinaufgerückt.

Fam. *Dromiidae.* Mit den Charakteren des Tribus. *Homola barbata* Hbst. (*spinifrons* Leach), Mittelmeer. *Dromia vulgaris* M. E., Wollkrabbe, Atlant. Oz., Mittelmeer.

2. Tribus. *Oxystomata,* Rundkrabben. Mit rundlichem Cephalothorax und meist nicht vorspringender Stirn. Mundrahmen dreieckig.

Fam. *Dorippidae.* Cephalothorax rundlich oder länglich. Die beiden hinteren Brustfußpaare kleiner und dorsal gerückt. *Dorippe lanata* L. *Ethusa mascarone* Hbst. Mittelmeer.

Fam. *Calappidae.* Cephalothorax breit, stark gewölbt. Eingangsöffnung in die Kiemenhöhle vor dem ersten Brustfuße. Vorderbeine die untere Körperfläche fast bedeckend. *Calappa granulata* L., Schamkrabbe, Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Leucosiidae.* Zufuhrskanal zu der Kiemenhöhle weit vorn am Mundwinkel gelegen. Schale meist kugelig. *Leucosia craniolaris* F., Ind. Oz. *Ilia nucleus* Hbst., *Ebalia costae* Hell. Mittelmeer.

Fam. *Raninidae.* Cephalothorax nach hinten verschmälert, den Sandkrebsen ähnlich. Abdomen von oben her sichtbar. Tarsalglieder der Brustfüße breit. *Ranina serrata* Lm., Froschkrabbe, Ind. u. Pazif. Oz.

3. Tribus. *Oxyrhyncha,* Dreieckskrabben. Meist mit dreieckigem Cephalothorax, mit vortretendem spitzen Stirnschnabel. Mundrahmen viereckig, nach vorne verbreitert. Eingang zur Kiemenhöhle vor dem ersten Beinpaar, Ausgang vorn am Mundwinkel. Schwimmen nicht, sondern kriechen.

Fam. *Majidae.* Körper vorn verschmälert, in einen Schnabel auslaufend. Beinpaare des Thorax ziemlich gleich lang, das vordere zuweilen kürzer. *Inachus dorsettensis* Penn., (*scorpio* Fabr.), europ. Meere. *Maja squinado* Latr., Meerspinne, Mittelmeer, Atlant Oz. *M. verrucosa* M. E., Mittelmeer. *Pisa armata* Latr., Mittelmeer. *Stenorhynchus phalangium* Penn., Mittelmeer, Nordsee, Ostsee.

Fam. *Parthenopidae.* Kopfbruststück kurz, triangulär. Vorderer Brustfuß sehr verlängert. *Lambrus massena* Roux, Atlant. Oz., Mittelmeer. *Parthenope* F.

4. Tribus. *Cyclometopa,* Bogenkrabben. Mit breitem, kurzem, vorne abgerundetem Cephalothorax, ohne vortretenden Stirnschnabel. Mundrahmen fast viereckig. Zum Teile gute Schwimmer.

Fam. *Cancridae.* Hinterer Brustfuß den vorausgehenden gleich mit spitzem Endgliede. *Cancer pagurus* L., Taschenkrebs, Nordsee, selten Mittelmeer. *Carcinides (Carcinus) maenas* L., gemeine Strandkrabbe. Europ. Meere. *Xantho rivulosus* Risso, Atlant. Oz., Mittelmeer. *Pilumnus hirtellus* Penn. Mittelmeer, Nordsee. *Eriphia spinifrons* Hbst., Atlant. Oz., Mittelmeer. Hier reiht sich an *Thia polita* Leach, Mittelmeer, Nordsee.

Fam. *Portunidae.* Hinterer Brustfuß mit blattförmig verbreitertem Endgliede, zum Schwimmen dienend. *Neptunus (Lupa) hastatus* L., *Portunus depurator* L., Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Potamonidae,* Süßwasserkrabben. Kopfbruststück queroval, leicht gerundet. *Potamon (Telphusa) fluviatile* Latr., Flußkrabbe, Mittelmeergebiet (Fig. 511).

5. Tribus. *Catometopa (Quadrilatera),* Viereckskrabben. Mit viereckigem Cephalothorax. Weniger als neun Kiemen. Die männlichen Geschlechtsöffnungen liegen meist auf dem Sternum. Leben zum Teil längere Zeit vom Wasser entfernt, einige sogar in Erdlöchern als Landkrabben.

Fam. *Pinnotheridae,* Muschelwächter. Kopfbruststück gewölbt, glatt, zuweilen weichhäutig. Augen klein. Leben in der Mantelhöhle von Muscheltieren. *Pinnotheres pisum* L., lebt in Ostrea, Mytilus. Atlant. Oz., Mittelmeer. *P. veterum* L., lebt in Pinna, Mittelmeer.

Fam. *Goneplacidae.* Kopfbruststück vierseitig mit großer Stirn. Augen langgestielt. *Goneplax rhomboides* F., Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Ocypodidae.* Kopfbruststück rhomboid oder quadratisch, vorn sehr breit mit scharfen Winkeln. Augenstiele sehr lang. Äußere Antennen rudimentär. *Uca (Gelasimus) cultrimana* White, Winkerkrabbe. Ind. Oz., Südsee. *Ocypode ceratophthalma* Pall., Sandkrabbe. Indo-Pazific.

Fam. *Grapsidae.* Kopfbruststück abgeflacht, minder regelmäßig quadratisch. Augenstiele mäßig lang. Leben meist am Gestade und auf Felsen. *Grapsus strigosus* Hbst., Chile, Ind. Oz., Pazif. Oz. *Pachygrapsus marmoratus* F., Atlant. Oz., Mittelmeer. *Sesarma* Say. Im Süßwasser oder auf dem Lande. Tropisch u. subtropisch.

Fam. *Gecarcinidae,* Landkrabben. Kopfbruststück stark gewölbt. Augen kurz. Landbewohner der Tropen. *Gecarcinus ruricola* L. In den Kiemenhöhlen derselben hält sich das Wasser längere Zeit zufolge Vorhandensein von sekundären Räumen im Umkreis der Kiemenblättchen, welche deshalb nicht miteinander verkleben können.

Wandert zur Zeit der Ablage der Brut nach dem Meere. Lebt in Erdlöchern auf den Antillen.

3. Unterordnung. *Cumacea.*[1]) Mit kleinem Kopfbrustschild und mit fünf freien Brustsegmenten, mit zwei Kieferfußpaaren und sechs Beinpaaren, von denen mindestens die zwei vorderen Paare Spaltfüße sind, mit langgestrecktem Abdomen, das beim Männchen außer den griffelförmigen Schwanzfüßen zwei, drei oder fünf Schwimmfußpaare trägt. Augen fehlen oder sind zusammengedrängt, nicht gestielt.

Die Cumaceen erinnern in ihrer Organisation mehrfach an die Anisopoden unter den Arthrostraken, denen sie auch nahestehen. Stets ist ein Kopfbrustschild vorhanden, welches außer den Kopfsegmenten zugleich die drei vorderen der (8) Brustringe und deren Gliedmaßen umfaßt. Somit bleiben die fünf hinteren Brustringe frei (Fig. 512).

Von den beiden Antennenpaaren sind die vorderen klein und bestehen aus einem dreigliedrigen Schaft, an dessen Ende sich vornehmlich beim Männchen Büschel von Riechhaaren anheften, aus einer kurzen Geißel und Nebengeißel. Die unteren Antennen bleiben im weiblichen Geschlechte kurz und rudimentär, während sie beim ausgebildeten Männchen mit ihrer vielgliedrigen Geißel die Länge des Körpers erreichen können.

Die Oberlippe ist meist klein, während die tief geteilte Unterlippe einen bedeutenden Umfang zeigt. Die Mandibeln entbehren des Tasters. Von den Maxillen bestehen die vorderen aus zwei gezähnten Laden und einem zylindrischen, nach hinten gerichteten Geißelanhang, die tasterlosen Kiefer des zweiten Paares aus mehreren Kauplatten nebst borstenlosem Fächeranhang (Exopodit).

Die beiden nachfolgenden Extremitätenpaare (die beiden vorderen der acht Brustfußpaare) sind als Kieferfüße zu bezeichnen. Die vorderen besitzen einen fünfgliedrigen Endopoditen; an der Außenseite des zu einer Art Unterlippe verschmolzenen Stammes erhebt sich eine mächtige Epipodialplatte mit großer gefiederter Kieme sowie ein nach vorn reichender Fortsatz. Die hinteren Kieferfüße, von bedeutenderer Länge, zeigen einen sehr gestreckten zylindrischen Stamm, dessen kurzes Basalglied eine rudimentäre Epipodialplatte tragen kann. Von den noch übrigen sechs Fußpaaren der Brust sind die beiden vorderen Paare stets nach Art der Schizopodenfüße gebildet und bestehen aus einem sechsgliedrigen Bein mit

[1]) H. Kröyer, Om Cumaceernes Familie. Naturh. Tidskr. 1846. A. Dohrn. Ueber den Bau und die Entwicklung der Cumaceen. Jen. naturw. Zeitschr. V. 1870. H. Blanc, Développement de l'œuf et formation des feuillets primitifs chez la Cuma Rathkii. Recueil Zool. Suisse. II. 1885. H. J. Hansen, Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden der Plankton-Expedition 1895. G. O. Sars, An Account of the Crustacea of Norway. III. Cumacea. Bergen 1900. W. T. Calman, On new or rare Crustacea of the order Cumacea from the collection of the Copenhagen Museum. 1. Transact. Zool. Soc. London. XVIII. 1907—11. T. R. Stebbing, Cumacea. Tierr. 39. 1913. K. Schuch, Beiträge zur Kenntnis der Schalendrüse und der Geschlechtsorgane der Cumaceen. Arb. zool. Inst. Wien. XX. 1913.

mächtig entwickeltem lamellösen Stamm, einem fünfgliedrigen Endopoditen und einem mit Schwimmborsten besetzten Nebenast (Exopodit). Die vier letzten Brustfußpaare sind kürzer und tragen in vielen Fällen sowie im männlichen Geschlecht, stets mit Ausnahme des letzten Paares, einen Schwimmfußanhang als Exopoditen.

Das stark verengte und sehr langgestreckte Abdomen entbehrt im weiblichen Geschlechte der Schwimmfüße durchaus, trägt aber an dem sechsten Segment zu den Seiten der Schwanzplatte langgestielte zweiästige



Fig. 512. *Ekdiastylis sculptus.*
a Männchen. *b* Weibchen (nach G. O. Sars). $^{9}/_{1}$

Schwanzgriffel, während beim Männchen noch zwei, drei oder fünf Schwimmfußpaare an den vorausgehenden Segmenten hinzukommen.

Die Cuticula des Integuments ist stark inkrustiert. Die beiden Augen sind, wenn überhaupt vorhanden, nicht gestielt, zu einem unpaaren Sehorgan zusammengedrängt oder liegen als kleine Erhebungen dicht nebeneinander.

Rücksichtlich des inneren Baues ist das Vorkommen der Maxillardrüse und bei *Diastylis rathkei* einer Speicherniere zu bemerken. Das mäßig gestreckte Herz liegt im Thorax und weist drei Spaltenpaare auf. Das arterielle Gefäßsystem stimmt wesentlich mit jenem der nächststehenden

Krebse überein. Als Kieme fungiert außer der inneren Schalenlamelle der große fiederförmige Epipodialanhang des ersten Kieferfußes (wie bei den Tanaiden).

Die beiden Geschlechter unterscheiden sich durch die Gestalt der hinteren Antennen sowie des Abdomens und seiner Beinpaare. Die Genitalorgane erinnern an jene der Arthrostraken. Die Eier gelangen in eine von Lamellen der Brustbeine des Weibchens gebildete Bruttasche und durchlaufen hier die Embryonalentwicklung, die jener der Isopoden ähnlich ist. Die ausschlüpfenden Jungen entbehren noch des letzten Brustfußes und der Abdominalfüße.

Die Cumaceen halten sich nahe am Strande auf sandigem und morastigem Grunde, teilweise auch in bedeutenden Tiefen auf.

Fam. *Diastylidae.* Körper in der Regel nicht schlank. Cephalothoraxschild groß. Telson gesondert. Kiemenblättchen zahlreich. Augen vorhanden oder fehlend. *Diastylis (Cuma) rathkei* Kröy. Nordmeere. Hier schließt sich an *Ekdiastylis sculptus* O. Sars (Fig. 512). Nordamerika.

Fam. *Leuconidae.* Körper mehr oder minder schlank. Cephalothoraxschild gewöhnlich klein. Telson mit dem vorhergehenden Abdominalsegmente verschmolzen. Augen fehlen. Kieme mit nur wenig fingerförmigen Anhängen. *Leucon longirostris* G. O. Sars. Atlant. Oz., Mittelmeer. *L. nasicus* Kröy., *Eudorella emarginata* Kröy. Nordmeere. *E. truncatula* Bate, Nordsee, Mittelmeer.

Fam. *Bodotriidae.* Zuweilen nur mit 2—4 freien Thoraxsegmenten. Telson mit dem vorhergehenden Abdominalsegment vereinigt. Nebengeißel der Vorderantenne sehr klein oder fehlend. *Bodotria scorpioides* Mont. Europ. Meere. *Iphinoë serrata* Norm. Atlant. Oz., Mittelmeer.

III. Legion. Stomatopoda, Maulfüßer.[1])

Langgestreckte Malakostraken mit kurzem, die drei Brustsegmente nicht überdeckendem Kopfbrustschild, letzteres mit beweglich abgesetzter Rostralplatte; mit fünf Paaren von Maxillarfüßen und spaltästigen Beinen am Thorax, mit mächtig entwickeltem Abdomen.

Die Stomatopoden sind eine eigentümlich entwickelte Gruppe von Malakostraken, die sich als besonderer Seitenstamm von schizopodenähnlichen Urformen aus getrennt hat. Es sind Malakostraken von ansehnlicher Größe und gestrecktem Körper mit schwachem Thorax und breitem mächtigen Abdomen, das mit einer großen Schwanzflosse endet (Fig. 513).

[1]) Außer Dana, Milne Edwards, Duvernoy, Fr. Müller vgl. C. Claus, Die Metamorphose der Squilliden. Abh. Ges. d. Wiss. Göttingen 1872. Die Kreislaufsorgane und Blutbewegung der Stomatopoden. Arb. zool. Inst. Wien. V. 1884. C. Grobben. Die Geschlechtsorgane von Squilla mantis. Sitzgsber. Akad. Wien 1876. W. K. Brooks, The larval stages of Squilla empusa. Chesapeake Zool. Lab. Baltimore 1879. Report on the Stomatopoda. Challenger Rep. XVI. 1886. H. J. Hansen, Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden. Ergebn. d. Plankton-Exp. Kiel 1895. S. Orlandi, Sulla struttura dell' intestino della Squilla mantis. Atti Soc. Ligust. Genova XII. 1901. W. Giesbrecht, Stomatopoden. Fauna u. Flora Neapel. XXXIII. 1910. W. N. F. Woodland, On the Maxillary Gland and some other features in the internal Anatomy of Squilla. Quart. Journ. micr. sc. LIX. 1913.

Der weichhäutige Kopfbrustschild bleibt kurz und läßt die drei großen hinteren Thorakalsegmente, welchen die gespältenen Ruderfüße angehören, völlig unbedeckt. Aber auch die kurzen Segmente der Kieferfüße sind nicht mit dem Schilde verwachsen und liegen am Hinterrande des Schildes mehr oder minder frei. Der vorderste Teil der Schale ist (vergleichbar der Rostralplatte von *Nebalia)* beweglich abgegliedert.

Der vordere Abschnitt des Kopfes mit den Augen und ersten Antennen ist beweglich abgesetzt. Die vorderen Antennen tragen auf einem langgestreckten dreigliedrigen Stiele drei kurze vielgliedrige Geißeln, während die Antennen des zweiten Paares an der äußeren Seite ihrer vielgliedrigen Geißel eine breite umfangreiche Schuppe besitzen. Seitlich von dem weit nach hinten gelegenen, von einer helmförmigen Oberlippe überragten Munde liegen die Mandibeln, mit dünnem dreigliedrigen Taster. Die Maxillen sind verhältnismäßig klein und schwach, mit kaum nachweisbarem Tasterrest. Die fünf folgenden beinartig gestalteten Extremitätenpaare erscheinen dicht

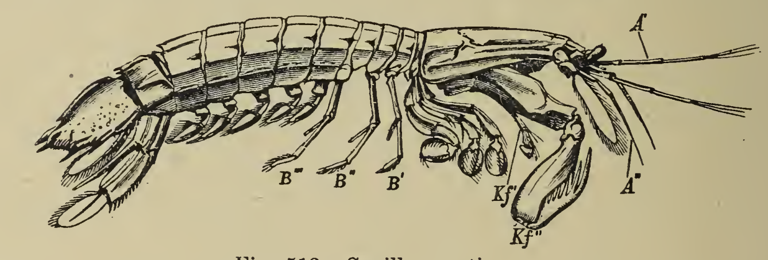


Fig. 513. *Squilla mantis.*
A', *A''* Antennen, *Kf'*, *Kf''* die vorderen Kieferfußpaare, *B'*, *B''*, *B'''* die Spaltbeinpaare des Thorax. $^1/_2$

um den Mund gedrängt und sind deshalb treffend als Mundfüße bezeichnet worden. Sämtlich tragen sie an der Basis eine scheibenförmige Epipodialplatte. Der erste Kieferfuß ist dünn, tasterförmig und endet mit einer kleinen Greifzange. Bei weitem am umfangreichsten ist der zweite Kieferfuß, welcher einen gewaltigen Raubfuß mit enorm verlängerter Greifhand darstellt. Die drei folgenden Paare sind gleichgestaltet und enden mit schwächerer rundlicher Greifhand. Die Extremitäten der drei Thorakalsegmente sind spaltfußförmig. Weit mächtiger aber sind die breiten Schwimmfüße des Abdomens entwickelt, deren äußere Lamellen Kiemenbüschel tragen.

Der Darm ist durch den Besitz von zwei langen, segmental ausgebuchteten Leberschläuchen ausgezeichnet, die sich nach hinten bis in das Telson erstrecken. In das Rektum münden zwei weite Drüsensäcke (Rektaldrüsen) und einige kleine Schläuche vielleicht exkretorischer Natur. Das Herz ist ein durch Thorax und Abdomen sich erstreckendes, an seinem Vorderende erweitertes Rückengefäß mit zahlreichen Spaltenpaaren, welches unpaare und paarige Gefäße abgibt. Als Niere findet sich die Maxillardrüse vor. Dem Gehirnganglion anliegend persistiert das Naupliusauge *(Squilla).*

Beide Geschlechter sind nur wenig verschieden. Indes ist das Männchen leicht an dem Besitze des Rutenpaares an der Basis der letzten Brust-

beine sowie an dem umgestalteten ersten Pleopodenpaare mit Greifanhang kenntlich (Fig. 457). Die Genitalorgane erstrecken sich durch Thorax und Abdomen. Im männlichen Geschlecht findet sich eine Anhangsdrüse vor. Die Ausmündung der weiblichen Keimdrüsen erfolgt in der Mitte des drittletzten Thorakalsegments, wo auch ein Receptaculum seminis (Spermatheca) zur Ausbildung kommt. Kittdrüsen finden sich in den drei Thorakalsegmenten.

Die Eier werden vom Weibchen bis zum Ausschlüpfen der Larven zwischen den drei hinteren Maxillarfüßen getragen. Die postembryonale Entwicklung beruht auf einer Metamorphose. Die jüngste der beobachteten Larven, als *Erichthoidina* bezeichnet (Fig. 514), besitzt schon sämtliche acht Segmente der Brust und an den fünf vorderen zweiästige Schwimmfußpaare, entbehrt aber noch des Hinterleibes bis auf die Schwanzplatte, ist also von der Zoëa der Dekapoden weit verschieden. In den folgenden Stadien entstehen die Abdominalsegmente sowie ihre Extremitäten, während die drei letzten Thorakalsegmente noch gliedmaßenlos sind. Später werden die drei hinteren Maxillarfüße rückgebildet, während die beiden vorderen ihre definitive Gestaltung annehmen. Dieses Stadium mit gliedmaßenlosen sechs Thoraxsegmenten zeigt eine gewisse Übereinstimmung mit der Zoëa der Thorakostraken und wurde *Pseudozoëa* genannt (Fig. 515). Nach Hervorsprossen der fehlenden Thorakalgliedmaßen wird das sog. *Erichthus*stadium erreicht. Die durch ihre gestreckte Körperform

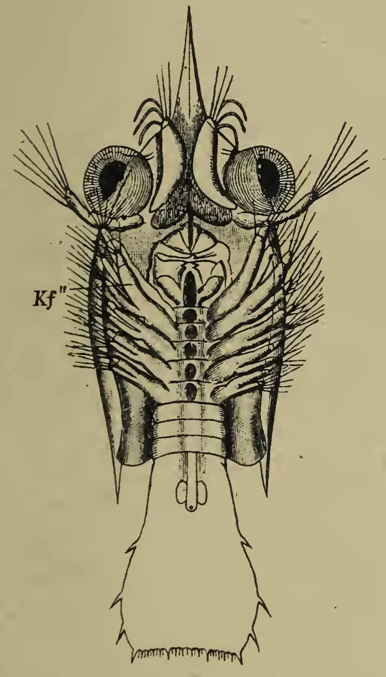


Fig. 514. *Erichthoidina*-Stadium (nach Claus, etwas abgeändert). $^{42}/_1$
Kf'' späterer zweiter Maxillarfuß.

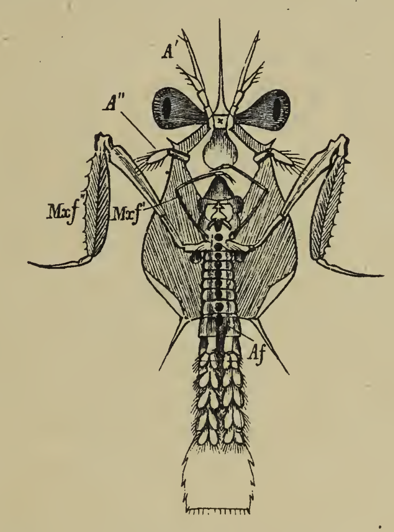


Fig. 515. *Pseudozoëa*-Stadium (nach Claus, etwas abgeändert). $^{21}/_1$
A', *A''* die Antennen, *Af* Abdominalfüße, *Mxf'* erster Maxillarfuß, *Mxf''* der große Raubfuß (zweiter Maxillarfuß).

und kurze Schale charakterisierten sog. *Alima*larven entsprechen im jüngsten Entwicklungszustand der Pseudozoëa und gehören wahrscheinlich der Entwicklungsreihe von *Squilla* an.

Die Stomatopoden gehören ausschließlich den wärmeren Meeren an und leben in Erdlöchern am Meeresgrunde. Sie schwimmen vortrefflich und ernähren sich vom Raube anderer Seetiere. Die Larven leben pelagisch.

Fam. *Squillidae.* Heuschreckenkrebse. Mit den Charakteren der Gruppe. *Squilla mantis* Latr. (Fig. 513). *S. desmaresti* Risso, Atlant. Oz., Mittelmeer. *Lysiosquilla eusebia* Risso, Mittelmeer. *Gonodactylus chiragra* F. Weit verbreitet.

IV. Legion. Anomostraca.[1])

Malakostraken vom Habitus der Arthrostraken oder Garneelen, ohne Schale, mit gestielten oder sitzenden Augen oder augenlos, mit 7—8 freien Thoraxsegmenten und Spaltfüßen an denselben.

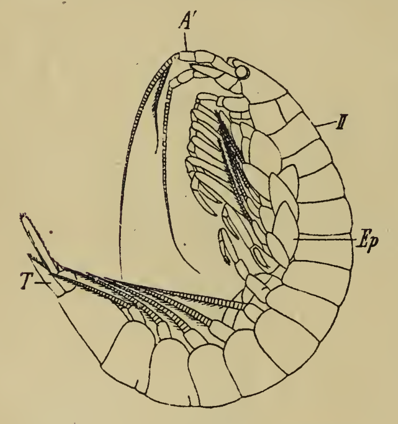


Fig. 516. *Anaspides tasmaniae* (nach Calman).
A' erste Antenne, *II* zweites Thorakalsegment, *Ep* Epipoditen, *T* Telson.

Als *Anomostraca* (Grobben) sind hier Krebsformen zusammengefaßt, welche in ihren Merkmalen Mischcharaktere von Thorakostraken (Schizopoden) und Arthrostraken aufweisen und sich am besten an die palaeozoischen Gattungen *Uronectes (Gampsonyx)* und *Palaeocaris* anschließen lassen. Sie scheinen Reste alter Krebsformen zu sein, von denen aus die Arthrostraken ihren Ursprung genommen haben.

Der Körper der in der heutigen Lebewelt bloß in wenigen Repräsentanten bekannten Anomostraken (Fig. 516) ist entweder arthrostraken- oder garneelenähnlich und besteht außer dem Kopf, bezw. Cephalothorax, falls auch das erste Brustsegment einbezogen ist, aus acht oder sieben freien breiten Thorakalsegmenten und sieben Abdominalsegmenten. Eine Schale fehlt. Von den acht Gliedmaßen der Brust ist bei den *Anaspididen* die vorderste als Maxillarfuß ausgebildet. Von den folgenden tragen die meisten einen geißelartigen Exopoditen, der an den hinteren zwei Thorakalfüßen reduziert ist oder fehlt, sowie ein oder zwei blattartige

[1]) G. M. Thomson, On a freshwater Schizopod from Tasmania. Transact. Linn. Soc. London 1895. W. T. Calman, On the genus Anaspides and its Affinities with certain fossil Crustacea. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. XXXVIII. 1897. On the Characters of the Crustacean Genus Bathynella. Journ. Linn. Soc. London XXVII. 1899. F. Vejdovský, Tierische Organismen der Brunnenwässer von Prag. 1882. O. A. Sayce, On Koonunga cursor, a remarkable new type of Malacostracous Crustaceans. Trans. Linn. Soc. London 1908. G. Smith, On the Anaspidacea, living and fossil. Quart. Journ. micr. sc. LIII. 1909. P. A. Chappuis, Über die systematische Stellung von Bathynella natans. Zool. Anz. 1914.

Epipoditen (Kiemen). Die fünf vorderen Abdominalfüße sind entweder langgestreckte Schwimmbeine mit reduziertem Endopoditen *(Anaspides, Paranaspides)* oder bis auf die beiden ersten des Männchens ohne Innenast *(Koonunga)*; sie fehlen bis auf das erste bei *Bathynella.* Das letzte (6.) Abdominalfußpaar bildet mit dem Telson eine Schwanzflosse *(Anaspididae)* oder ist ebenso wie das gespaltene Endsegment nicht flossenartig entwickelt. Die Männchen der *Anaspididae* zeigen die Innenäste der beiden ersten Abdominalfüße, bei *Bathynella* den letzten Thorakalfuß zu Kopulationsorganen umgewandelt. Bei *Anaspides* und *Paranaspides* finden sich gestielte, bei *Koonunga* sessile Augen; *Bathynella* ist augenlos. Erstere Formen besitzen eine Statocyste in der Basis der 1. Antenne. Das Herz von *Anaspides* ist langgestreckt schlauchförmig und reicht durch den größten Teil des Thorax, bei *Bathynella* ist es kurz sackförmig. Als Exkretionsorgan fungiert die Kieferdrüse. Die paarigen Gonaden sind schlauchförmig und erstrecken sich durch Thorax und Abdomen. Der Same wird in Spermatophoren in die am 8. Brustsegmente gelegene Spermatheca des Weibchens gebracht. Die Eier werden einzeln abgelegt. Die Entwicklung scheint bei allen Formen direkt zu sein. Die Tiere sind Süßwasserbewohner.

Fam. *Anaspididae.* Körper arthrostraken- oder garneelenähnlich, mit sieben freien Thorakalsegmenten. Augen gestielt. Erste Antenne mit zwei Geißeln. Außenast der zweiten Antenne eine Schuppe. Exopoditen der vorderen Thorakalfüße geißelartig. Je zwei Epipodialanhänge an den vorderen Thoraxfüßen. Erster Thorakalfuß als Maxillarfuß entwickelt. Abdominalfüße lang, mit kurzen Endopoditen. Am Hinterende eine Schwanzflosse. *Anaspides tasmaniae* G. M. Thoms. Wird über 50 *mm* lang. Körper amphipodenähnlich. In Sümpfen des Mount Wellington, 2000—4000 Fuß über dem Meere, Tasmanien (Fig. 516). *Paranaspides lacustris* G. Smith. Körper garneelenähnlich. Bis 25 *mm* lang. Im Great Lake 3700 Fuß über dem Meere, Tasmanien. Hier schließt sich an *Koonunga cursor* Sayce. Augen sessil, Antennalschuppe fehlt. Abdominalfüße, ausgenommen die beiden ersten Paare des Männchens, ohne Endopoditen. Körperlänge etwa 8 *mm.* In Sümpfen bei Melbourne.

Fam. *Bathynellidae.* Körper anisopodenähnlich, mit acht freien Thorakalsegmenten. Augenlos. Erste Antenne mit rudimentärer Nebengeißel. Zweite Antenne mit schmalem ungegliederten Exopoditen. Außenäste der Brustfüße kurz, eingliedrig. 2. bis 5. Abdominalfuß fehlen, sechster Abdominalfuß griffelförmig. Telson geteilt. *Bathynella natans* Vejd. Bis 2 *mm* lang. Aus Brunnen, Prag, Basel.

V. Legion. Arthrostraca (Edriophthalmata), Ringelkrebse.[1])

Malakostraken mit sessilen Seitenaugen, mit meist sieben, seltener sechs mehr oder weniger gesonderten Brustsegmenten und ebensoviel einästigen Beinpaaren, ohne Schale.

---

[1]) Außer den Werken von Latreille, M. Edwards, Dana u. a. vgl. Spence Bate and J. O. Westwood, A History of the British sessile-eyed Crustacea, 2 Vols. London 1863—1868. G. O. Sars, Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania 1867. An Account of the Crustacea of Norway. I. Amphipoda. Christiania u. Kopenhagen 1895. II. Isopoda. Bergen 1899. Y. Delage, Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des Crustacés Édriophthalmes marins. Arch. Zool. expér. IX. 1881. Vgl. ferner Bronn's Class. u. Ordnung. d. Thierr. V. Bd.

Der kopfähnlich abgesetzte Cephalothorax, meist schlechthin als Kopf bezeichnet, trägt die beiden Antennenpaare und die Mandibeln, ferner vier Maxillen und ein Maxillarfußpaar, also im ganzen sechs Gliedmaßenpaare. Selten ist noch ein folgendes Thorakalsegment einbezogen. Eine Schale fehlt.

Auf den Kopf folgen in der Regel sieben freie Brustsegmente mit ebensoviel zum Kriechen oder Schwimmen dienenden einästigen Beinpaaren (Fig. 522). Selten ist die Zahl der Thoraxsegmente auf sechs *(Anisopoda)* beschränkt. Bei den *Apseudiden* finden sich rudimentäre Exopoditen an den beiden vorderen Brustfüßen vor (Fig. 517).

Das auf die Brust folgende Abdomen umfaßt in der Regel sechs beintragende Segmente und eine gliedmaßenlose, das Endsegment repräsentierende einfache oder gespaltene Platte. Indessen kann sich die Zahl der Abdominalsegmente und Beinpaare reduzieren *(Isopoden),* ja sogar das

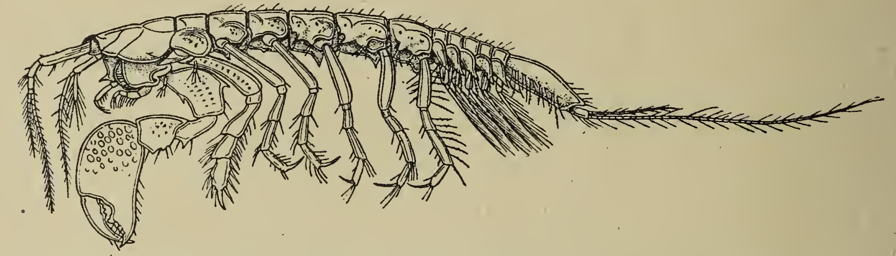


Fig. 517. *Apseudes spinosus* (nach G. O. Sars). ca. $^{5}/_{1}$

ganze Abdomen ein ungegliederter stummelförmiger Anhang werden *(Laemodipoden)* (Fig. 525).

Die beiden Augen sind überall sessile zusammengesetzte Augen (daher *Edriophthalmata*) mit glatter oder facettierter Hornhaut.

Am Verdauungskanal findet sich ein kurzer, nach aufwärts steigender Oesophagus und ein oft mit kräftigen Chitinplatten bewaffneter Vormagen, auf welchen ein längerer, mit zwei bis drei Paaren von Hepatopankreasschläuchen versehener Magendarm folgt. Der Enddarm mündet am hinteren Körperende aus. Überall findet sich als Zentralorgan des Kreislaufes ein Herz, welches entweder röhrenartig verlängert durch die Länge der Brust verläuft *(Amphipoda)* (Fig. 524), oder nach dem Hinterleib gerückt, sackförmig verkürzt erscheint *(Isopoda).* Im ersteren Falle liegen die Kiemen als schlauchförmige Anhänge an den Brustfüßen, im letzteren dagegen fungieren die inneren Äste der Pleopoden als Kiemen. Aus dem Herzen strömt das Blut durch eine vordere, zuweilen auch hintere Aorta sowie meist auch durch seitliche Arterien aus.

Die Männchen unterscheiden sich häufig von den Weibchen durch Umformung bestimmter Gliedmaßenteile zu Klammerorganen, durch eine ansehnlichere Entwicklung der Spürfäden an den vorderen Antennen sowie durch die Lage der Geschlechtsöffnungen und die Begattungsorgane. Seltener kommt es zu einem ausgeprägten Dimorphismus *(Bopyrus, Gnathia).*

Die reifen Eier werden von den Weibchen in der Regel in Bruträumen umhergetragen, zu deren Bildung sich lamellöse Epipodialanhänge der Brustfüße zusammenlegen. Die Entwicklung erfolgt in der Regel ohne Metamorphose, indessen sind nicht selten Körperform und Gliedmaßen jugendlicher Tiere abweichend gestaltet. Fossile Ringelkrebse finden sich bereits im Silur. Unter den heute lebenden Arthrostraken weisen die Anisopoden die ursprünglichsten Eigentümlichkeiten auf.

1. Unterordnung. *Anisopoda,*[1]) *Scheerenasseln.* Körper mit kleiner Schale, unter welcher der Epipodialanhang des Kieferfußes als Kiemenplatte schwingt. Nur sechs freie Thorakalsegmente. Zuweilen noch an den vorderen Thorakalfüßen ein Exopodit.

Der Körper weist nur sechs freie Brustsegmente auf, da außer dem Segmente des Kieferfußes auch das folgende Brustsegment mit seinem mächtigen Scheerenfuß in die Bildung des Cephalothorax eingegangen ist (Fig. 517). An letzterem ist eine kleine Schale mit Atemhöhle entwickelt, in welcher der Epipodialanhang des Maxillarfußes als Kiemenplatte schwingt. Vorderfühler mit zwei Geißeln. Sowohl der Scheerenfuß als der nachfolgende Brustfuß tragen bei *Apseudiden* einen kleinen geißelartigen Exopoditen. Abdomen sechsgliedrig, mit zweiästigen Schwimmfüßen. Das Herz erstreckt sich wie bei den Amphipoden durch den Thorax. Die Entwicklung ist eine Metamorphose. Die Larven entbehren des letzten Brustfußes sowie der Abdominalfüße.

Die Anisopoden repräsentieren eine Arthrostrakengruppe, die in ihren Organisationseigentümlichkeiten Beziehungen zu den Cumaceen unter den Thorakostraken bietet.

Fam. *Apseudidae.* Körper isopodenähnlich, Abdomen schmal. Die vorderen zwei Brustfüße verschieden von den übrigen und mit kleinen Exopoditen. Äste des sechsten Abdominalfußes fadenförmig. *Apseudes latreillei* M. E., Mittelmeer. *A. spinosus* Sars, Nordsee (Fig. 517). *Sphyrapus anomalus* O. Sars, ohne Auge, Karasee.

Fam. *Tanaidae.* Körper amphipodenähnlich, Abdomen breit. Zweiter Brustfuß nicht sehr verschieden von den folgenden. Letztes Pleopodenpaar nicht fadenförmig. *Tanais vittatus* Rathke, Nördl. Meere. *Leptochelia dubia* Kröy., Brasilien. Nach Fr. Müller mit zweierlei Männchen (Riecher und Packer). *Heterotanais oerstedi* Kröy., Nord-und Ostsee. *Paratanais batei* O. Sars, Nordsee, Mittelmeer. *Typhlotanais* O. Sars, Augen fehlen.

2. Unterordnung. *Isopoda,*[2]) *Asseln.* Ringelkrebse von vorherrschend breiter, dorsoventral abgeflachter Körperform, mit sieben freien Brustringen

---

[1]) Fr. Müller, Ueber den Bau der Scheerenasseln. Arch. f. Naturgesch. XXX. 1864. A. Dohrn, Zur Kenntnis vom Bau und der Entwicklung von Tanais. Jenaische Zeitschr. V. 1870. H. Blanc, Contribution à l'histoire naturelle des asellotes hétéropodes. Recueil Zool. Suisse. I. 1884. C. Claus, Ueber Apseudes Latreillii Edw. Arb. zool. Inst. Wien V. 1884. VII. 1888. Vgl. überdies die Arbeiten von Hansen. Butschinsky.

[2]) Außer Rathke, Lereboullet, Leydig vgl. Cornalia e Panceri. Osservazioni zool.-anatom. sopra un nuovo genere di Crostacei Isopodi sedentarii. Torino 1858. E. van Beneden. Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. I.

und häufig als Kiemen fungierenden inneren Fußästen des kurz geringelten, oft reduzierten Abdomens.

Der Körper der Isopoden ist dorsoventral abgeflacht und von einer harten, in der Regel inkrustierten Cuticula bedeckt. Er besteht außer dem Cephalothorax aus sieben freien Thorakalsegmenten. Selten *(Serolis)* ist das vordere Brustsegment noch mit dem Cephalothorax verschmolzen. Das Abdomen ist meist stark verkürzt und aus sechs kurzen, oft miteinander verschmolzenen Segmenten zusammengesetzt, welche mit einer umfangreichen schildförmigen Schwanzplatte abschließen (Fig. 518).

Die vorderen Fühler bleiben, von wenigen Ausnahmen abgesehen, kürzer als die hinteren (äußeren) Antennen, seltener (Landasseln) verkümmern sie so sehr, daß sie unter dem Kopfschilde verborgen bleiben. Wie bei den Amphipoden treten auch an den Fühlern der Asseln blasse Fiederborsten und Spürzapfen auf (Fig. 95). Auch kann eine kleine Antennendrüse im Basalgliede der hinteren Antenne vorhanden sein. Mächtiger ist die in der Maxillarregion ausgebreitete Schalendrüse entwickelt.

Von den Mundwerkzeugen, die bei einigen parasitischen Asseln zum Stechen und Saugen umgestaltet sind, tragen die Mandibeln, mit Ausnahme jener der *Bopyriden* und Landasseln, einen dreigliedrigen Taster. Dagegen entbehren die beiden meist zwei- oder dreilappigen Maxillenpaare der Taster; die Maxillen fehlen bei den *Epicariden.* Überaus verschieden verhalten sich die eine Art Unterlippe darstellenden Maxillarfüße.

In der Regel sind die sieben Beinpaare der Brust Schreit- oder Klammerfüße und tragen teilweise beim Weibchen zarthäutige Platten zur

Bull. Acad. Bruxelles. 1869. A. Dohrn, Entwicklung und Organisation von Praniza (Anceus) maxillaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. XX. 1870. N. Bobretzky, Zur Embryologie des Oniscus murarius. Ebenda. XXIV. 1874. J. Bullar, The generative organs of parasitic Isopoda. Journ. of Anat. Physiol. 1876. P. Mayer, Ueber den Hermaphroditismus bei einigen Isopoden. Mitth. zool. Stat. Neapel. I. 1879. J. C. Schiödte und Fr. Meinert, Symbolae ad monographiam Cymothoarum etc. Nat. Tidskrift. XII, XIII. 1879—1883. R. Kossmann, Die Entonisciden. Mitth. zool. Stat. Neapel. III. 1882. R. Walz, Ueber die Familie der Bopyriden etc. Arb. zool. Inst. Wien. IV. 1882. G. Budde-Lund, Crustacea isopoda terrestria. Havniae 1885. F. E. Beddard, Report on the Isopoda. Challenger-Rep. XVII. 1886. H. J. Hansen, Cirolanidae et familiae nonnullae propinquae. Vid. Selsk. Skrift. Kjöbenhavn 1890. J. P. Mc Murrich. Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. Morph. XI. 1895. A. Giard et J. Bonnier, Contributions à létude des Épicarides. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. 1895. J. Nusbaum, Materialien zur Embryogenie und Histogenie der Isopoden (poln.). Abh. Akad. Krakau. 1893. J. H. Stoller, On the organs of respiration of the Oniscidae. Bibl. Zool. XXV. 1899. J. Bonnier, Contribution à l'étude des Épicarides: Les Bopyridae. Trav. Stat. Z. Wimereux. VIII. 1900. H. Richardson, Monograph on the Isopods of North-America. Bull. U. S. Nation. Mus. Washington 1905. M. Caullery, Recherches sur les Liriopsidae. Mitt. Zool. Stat. Neapel. XVIII. 1908. A. Rogenhofer, Zur Kenntnis des Baues der Kieferdrüse bei Isopoden. Arb. zool Inst. Wien. XVII. 1908. Vgl. außerdem die Schriften von G. O. Sars, Schöbl, Němec, M. Weber, Fraisse, Roule, Schönichen, G. Smith u. a.

Bildung einer Bruttasche (Fig. 518). Die Abdominalextremitäten sind Schwimmfüße oder kiemenartige Platten, das letzte Paar zuweilen mit griffelförmigen Ästen.

Niemals finden sich an den Brustfüßen Kiemen, welche in vielen Fällen durch die zarthäutigen inneren Pleopodenäste hergestellt werden. Häufig ist das vordere oder das letzte Pleopodenpaar zu einem großen, die übrigen Paare überlagernden Deckel umgestaltet. Bei gewissen Landasseln *(Porcellio, Armadillidium)* enthalten die Außenäste meist der beiden vorderen Pleopodenpaare ein System tracheenartiger, lateral ausmündender, luftführender Räume, welche der Respiration dienen. Bei *Oniscus* finden sich geschlossene luftführende Räume in dem lateralen Teile des Außenastes der ersten fünf Pleopodenpaare. Im Gegensatze zu den Amphipoden liegt das Herz in den hinteren Brustsegmenten oder im Abdomen. Es ist hinten blindgeschlossen und besitzt zwei bis vier asymmetrisch angeordnete Ostien. Außer der vorderen Aorta gehen von demselben gewöhnlich fünf Paar Seitengefäße ab. Die vordere Aorta bildet in der Regel einen Gefäßring um den Oesophagus, von dem eine große, ventral von der Bauchganglienkette verlaufende Arterie abgeht.

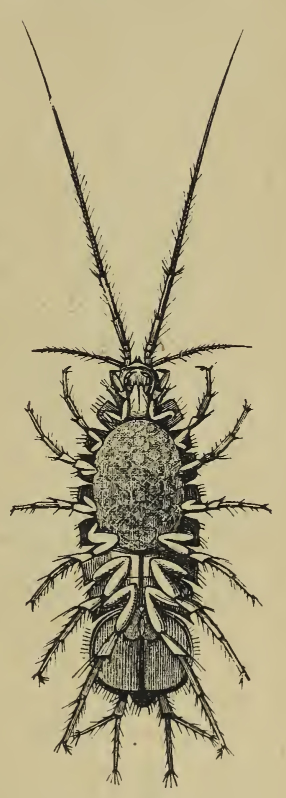


Fig. 518. *Asellus aquaticus.* Weibchen mit Brutsack, Ventralansicht (nach G. O. Sars). $^4/_1$

Die Geschlechter sind (mit Ausnahme der *Cymothoideen)* getrennt. Beiderlei Geschlechtstiere unterscheiden sich auch durch äußere Sexualcharaktere, die in einzelnen Fällen zu einem höchst ausgeprägten Dimorphismus führen (Fig. 519), so bei den Garneelasseln *(Bopyridae)*, deren Weibchen im Zusammenhange mit der parasitischen Lebensweise im Kiemenraum der Garneelen eine relativ ansehnliche Größe erreichen und unter Verlust der Augen und Reduktion der Gliedmaßen zu unsymmetrischen Scheiben auswachsen, während die winzig kleinen Männchen gleich den Pygmaeenmännchen parasitischer Copepoden die Symmetrie ihres Körpers und die freie Beweglichkeit bewahren. Eine noch unregelmäßigere Gestalt erlangen die Weibchen der *Entonisciden.* Die Ovarien sind paarig und münden an der Innenseite des fünften Brustfußes nach außen. Beim Männchen führen jederseits ein oder drei Hodenschläuche in einen aufgetriebenen Samenbehälter, aus welchem die Samenleiter hervorgehen. Diese treten entweder am Ende des letzten Thorakalsegmentes je in einen zylindrischen Anhang ein *(Asellus)*, oder vereinigen sich in einer unpaaren medianen Penisröhre, welche an der Basis des Abdomens liegt *(Onisciden).* Als akzessorische Kopulationsorgane

hat man ein Paar stilettförmiger oder komplizierter gestalteter, hakentragender Anhänge der vorderen Abdominalfüße aufzufassen, zu welchen noch an der Innenseite des zweiten Fußpaares ein Paar nach außen gewendeter Chitinstäbe hinzutreten kann *(Onisciden)*. Die *Cymothoideen* sind Hermaphroditen, jedoch mit zeitlicher Trennung der männlichen und weiblichen Geschlechtsreife. Im jugendlichen Alter sind sie begattungsfähige Männchen mit drei Paaren von Hodenschläuchen, zwei Ovarialanlagen an der Innenseite derselben und einem paarigen Kopulationsorgan, an welchem die beiden Samenleiter ausmünden (Fig. 520). Nach einer späteren Häutung, nachdem sich allmählich die weiblichen Drüsen auf Kosten der mehr und

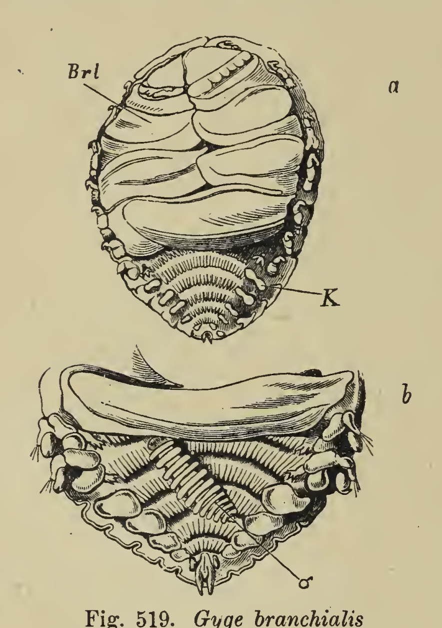


Fig. 519. *Gyge branchialis* (nach Cornalia u. Panceri).

a Weibchen von der Bauchseite. $^4/_1$ *Brl* Brutlamellen, *K* Kiemen. — *b* sein Abdomen stärker vergr. mit ansitzendem Männchen ♂.

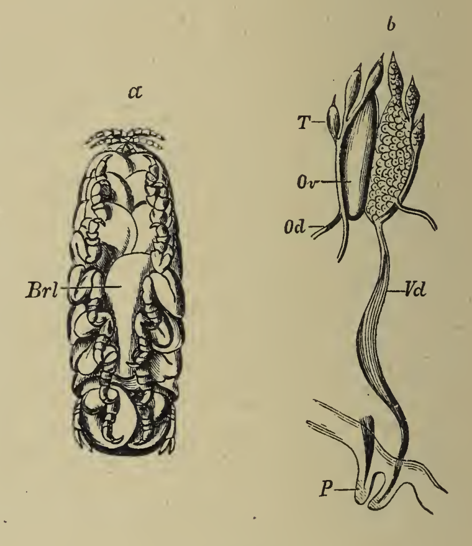


Fig. 520.

a Weibchen von *Cymothoa banksi* (nach M. Edwards). *Brl* Brutlamellen. $^2/_3$ — *b* Geschlechtsorgane einer 13 *mm* langen *Cymothoa oestroides* (nach P. Mayer). *T* Die drei Hoden, *Ov* Ovarium, *Od* Oviduct, *Vd* Vas deferens, *P* Penis.

mehr zurückgedrängten männlichen entwickelt haben, werden die inzwischen angelegten Brutlamellen an den Brustbeinen frei und die Begattungsglieder abgeworfen. Von nun an fungiert das Tier als Weibchen.

Die Embryonalentwicklung beginnt nach dem Eintritt der Eier in den Brutraum. Bei *Asellus* entstehen in der Region des Cephalothorax zwei blattförmige dreilappige Anhänge, die als Rudimente einer Schalenduplikatur gedeutet worden sind; von den Gliedmaßen bilden sich zuerst die beiden Antennenpaare und die Mandibeln, nach deren Entstehung eine neue Cuticula, die dem Naupliusstadium entsprechende Larvenhaut, zur Sonderung kommt (wie auch bei *Ligia*). Im Gegensatz zu den Amphipoden zeigt sich der Schwanzteil des Embryo nach dem Rücken zu umgeschlagen.

Die im Brutraume freigewordenen Jungen (Fig. 521) entbehren noch des letzten Brustbeinpaares und erfahren bis zum Eintritt der Geschlechtsreife auch in der Gestaltung der Gliedmaßen nicht unerhebliche Veränderungen. Man kann daher den Asseln eine Metamorphose zuschreiben, die bei *Gnathia (Anceus)* und den *Bopyriden* am vollkommensten ist.

Die Asseln leben teils im Meere, teils im süßen Wasser, teils auf dem Lande *(Oniscoidea)* und ernähren sich von tierischen Stoffen. Viele sind Schmarotzer vornehmlich an der Haut, in der Mund- und Kiemenhöhle von Fischen *(Cymothoideen)* oder in dem Kiemenraum und an der Haut von anderen Crustaceen *(Epicarida).*

1. Tribus. *Flabellifera.* Die letzten Abdominalfuße bilden mit dem Endsegment einen Schwanzfächer. Pleopoden meist Schwimmfüße.

Fam. *Anthuridae.* Körper lang und schmal, Abdomen kurz. Antennen kurz. Mundteile stechend und saugend. Erster Thorakalfuß größer. *Anthura gracilis* Mont. Engl. Küste. *Paranthura penicillata* Risso, Mittelmeer. *Calathura norvegica* O. Sars, Norwegen.

Fam. *Gnathiidae (Pranizidae, Anceidae).* Männchen und Weibchen auffällig verschieden. Kopf des Männchens sehr breit, fast quadratisch, beim Weibchen verhältnismäßig klein. Mundteile beim erwachsenen Tier reduziert. Erstes und letztes Thorakalsegment rudimentär, das letzte gliedmaßenlos. Von den fünf wohlentwickelten Thoraxsegmenten die drei hinteren beim Weibchen zu einem sackförmigen Abschnitte verschmolzen. Der erste Thorakalfuß zu einem Kieferfuß umgebildet. Die Weibchen leben wie die Larven parasitisch an Fischen, die Männchen frei. *Gnathia (Anceus) maxillaris* Mont. (Weibchen als *Praniza coeruleata* Desm. beschrieben), Nord- und Westküste Europas, Mittelmeer.

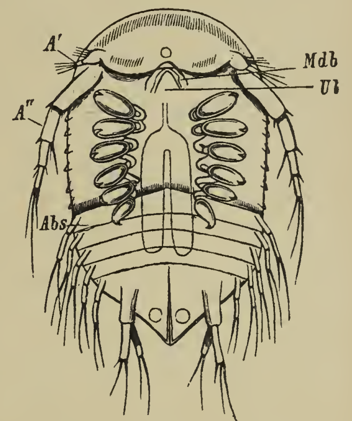


Fig. 521. Larve von *Bopyrus virbii,* mit sechs Brustbeinpaaren (nach R. Walz).

A', A'' Antennen, *Mdb* Mandibel, *Ul* Unterlippe, *Abs* erstes Abdominalsegment.

Fam. *Cymothoidae.* Körper flach gewölbt. Mundteile meist saugend, selten kauend. Abdomen kurz, die Abdominalsegmente in der Regel frei, zuweilen verschmolzen. Telson schildförmig (Fig. 520). Leben teils parasitisch an Fischen, teils frei umherschweifend. *Cymothoa oestrum* Fabr., *C. oestroides* Risso, Mittelmeer. *Anilocra mediterranea* Leach, *Nerocila bivittata* Risso, Mittelmeer. *Aega bicarinata* Leach, europ. Meere. *Bathynomus giganteus* A. M. E., Riesenassel, von 23 *cm* Länge, Tiefsee. Golf von Mexiko. *Cirolana borealis* Lillj., Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Serolidae.* Körper breit und flach. Erstes Brustsegment mit dem Kopfe fest verbunden. Die vier letzten Abdominalsegmente zu einem großen Schwanzschild verschmolzen. Kauende Mundteile. Erster oder auch zweiter Thorakalfuß mit Greifhand. *Serolis paradoxa* Fabr., Feuerland.

Fam. *Sphaeromidae.* Freilebende Asseln mit breitem Kopf und verkürztem, stark konvexem Körper, der zuweilen nach der Bauchseite eingerollt werden kann. Abdominalsegmente zum Teil verwachsen. Alle Thorakalfüße sind Schreitbeine. *Sphaeroma serratum* Fabr., Atlant. Oz., Mittelmeer, auch Brackwasserform. *S. fossarum* Mont., Pontinische Sümpfe, dem *S. granulatum* M. E. des Mittelmeeres nahe verwandt. Hier schließt sich an *Limnoria terebrans* Leach (*lignorum* White), Bohrassel. Zernagt Holz und wird daher Hafenholze sehr schädlich. Nordsee, Ostsee.

2. Tribus *Valvifera.* Die letzten Abdominalfüße klappenartig, die übrigen Pleopoden, welche in großer Ausdehnung Atemplatten sind, bedeckend.

Fam. *Idotheidae.* Freilebende Asseln mit langgestrecktem Körper, kauenden Mundwerkzeugen und länglichem, aus mehreren Segmenten verschmolzenem Caudalschild. *Idothea baltica* Pall. (*tricuspidata* Desm.), europ. Meere. *Glyptonotus entomon* L., Nordsee, Ostsee, auch in Süßwasserseen Skandinaviens.

Fam. *Arcturidae.* Von schlanker zylindrischer Körperform, untere Antennen sehr lang. Die vier vorderen Thorakalfüße zart und dicht mit Borsten besetzt, die drei hinteren kräftige Schreitfüße. Bewegen sich nach Art der Spannerraupen. *Arcturus deshayesi* Luc., Mittelmeer. *Astacilla longicornis* Sow., Nordsee.

3. Tribus. *Asellota.* Pleopoden ausschließlich der Atmung dienend, gewöhnlich überdeckt von dem plattenförmigen ersten Paar. Abdominalsegmente sämtlich oder bis auf die vordersten zu einem großen Schwanzschilde verschmolzen.

Fam. *Asellidae.* Die Füße des Thorax sind Schreitbeine, das erste bildet eine Greifhand. Erstes Pleopodenpaar klein, nicht deckelförmig, letztes griffelförmig. *Asellus aquaticus* L., gemeine Wasserassel. Im Süßwasser Europas (Fig. 518). *A. cavaticus* Schdte., Grottenassel. Blind. Lebt in tiefen Brunnen, Höhlengewässern, auch tiefen Seen. Hier schließt sich *Jaera* Leach an.

Fam. *Munnidae.* Körper kurz, Abdominalsegmente zu einer Platte verschmolzen, die mehr oder minder nach oben gewölbt ist. Augen an stielförmigen Vorsprüngen des Kopfes. Die hinteren Thorakalbeine lang. *Munna kröyeri* Goods. Nordsee.

Fam. *Munnopsidae.* Der Körper zeigt eine Zweiteilung, indem sich Kopf und die vier vorderen Thoraxsegmente von dem hinteren Körperabschnitt durch eine Einschnürung schärfer absetzen. Zweiter bis vierter Thorakalfuß sehr verlängerte Schreitbeine, die drei hinteren blattförmig verbreiterte Schwimmfüße. Augen fehlen. *Munnopsis typica* Sars, nord. Meere.

4. Tribus *Oniscoidea.* Nur die Innenäste der Pleopoden zarthäutige Kiemen, die Außenäste zu festen Deckplatten umgebildet, zuweilen mit Lufträumen. Vordere Fühler verkümmert und unter dem Kopfschilde verborgen. Mandibeln tasterlos. Leben vornehmlich an feuchten Orten auf dem Lande.

Fam. *Ligiidae.* Körper flach gewölbt. Zweite Antenne mit vielgliedriger Geißel. Beide Äste des sechsten Pleopodenpaares freiliegend. Außenast der Pleopoden ohne Luftkammern. *Ligia oceanica* O. Fabr., an Ufersteinen, Nordsee, Atlant. Oz. *Ligidium hypnorum* Cuv., West- und Mitteleuropa, besonders an Teichufern unter Moos und Laub. *Titanethes albus* Koch, *Typhloniscus steini* Schöbl, beide blind, leben subterran. Europa.

Hier schließt sich die Fam. *Trichoniscidae* (*Trichoniscus* E. Brdt.) an.

Fam. *Oniscidae.* Nur der Außenast des sechsten Pleopodenpaares freiliegend, Endplatte desselben lanzettförmig. Hintere Antennen weniggliedrig. *Oniscus asellus* L. (*murarius* Cuv.), Mauerassel, Europa, Nordamerika. *Porcellio scaber* Latr., Kellerassel, Europa, Amerika, Kap der guten Hoffnung. *P. laevis* Latr., weit verbreitet. *Hemilepistus reaumuri* Aud. Sav. Wüstenassel. Syrien, Nordafrika.

Fam. *Armadillidiidae.* Körper stärker gewölbt, zusammenrollbar. *Armadillidium vulgare* Latr., Rollassel, weit verbreitet. *Armadillo (Cubaris) officinalis* Desm., im Mittelmeergebiet.

5. Tribus. *Epicarida.* Pleopoden, wenn vorhanden, ausschließlich Kiemen und nicht bedeckt durch eine Deckplatte. Maxillen fehlen. Durchwegs Parasiten an anderen Crustaceen.

Fam. *Bopyridae.* Körper des Weibchens scheibenförmig, unsymmetrisch, ohne Augen. Männchen sehr klein, gestreckt und deutlich gegliedert, mit Augen. Mandibeln tasterlos in einem Saugrüssel. Die Brustbeine sind kurze Klammerfüße. *Bopyrus squillarum* Latr. In der Kiemenhöhle besonders von Leander (Palaemon). *Gyge branchialis* Corn. Panc., in der Kiemenhöhle von Upogebia. Mittelmeer (Fig. 519). *Phryxus abdominalis* Kröy., am Abdomen von Garneelen.

Fam. *Cryptoniscidae.* Männchen und Weibchen sehr verschieden. Körper des Weibchens sackförmig. Thorax ohne Gliedmaßen. Männchen klein, regelmäßig gegliedert. *Cryptoniscus planarioides* Fr. Müll., an Sacculina purpurea, Brasilien. *Liriopsis pygmaea* Rathke, an Peltogaster paguri, Norwegen.

Fam. *Entoniscidae.* Binnenasseln. Weibchen Lernaea-ähnlich gekrümmt. Thorax ungegliedert. Abdominalgliedmaßen lamellös. Männchen klein, ähnlich dem Bopyrusmännchen. Leben eingesenkt in tiefen Hauteinsackungen. *Entoniscus (Entione) cavolinii* Fraisse, auf Carcinides maenas und Pachygrapsus marmoratus. Neapel. *E. porcellanae* Fr. Müll., auf einer Porcellana-Art, Brasilien.

3. Unterordnung. *Amphipoda,*[1]) *Flohkrebse.* Ringelkrebse mit seitlich komprimiertem Leib, mit Kiemen an den Brustfüßen und meist mit langgestrecktem Abdomen. Die drei vorderen Segmente des letzteren tragen Schwimmfüße, die drei hinteren nach hinten gerichtete, meist griffelförmige Springfüße.

Die Amphipoden sind kleine, nur selten mehrere Zoll lange *(Eurythenes gryllus, Cystisoma spinosum)* Ringelkrebse, welche sich im Wasser vorwiegend schwimmend und springend fortbewegen. Der bald kleine (*Crevettina*, Fig. 522), bald umfangreiche und stark aufgetriebene (*Hyperina,* Fig. 524) Kopf (Kopfbruststück) ist scharf abgesetzt und nur in der aberranten Gruppe der *Laemodipoda* mit dem ersten der sieben sonst freien Brustsegmente verschmolzen (Fig. 525).

Beide Antennenpaare bestehen meist aus einem stämmigeren kürzeren Schaft und einer langen vielgliedrigen Geißel, die aber mehr oder minder verkümmern kann. Die vorderen, beim Männchen wohl durchwegs längeren Fühler tragen nicht selten eine kurze Nebengeißel und bieten in ihrer besonderen Gestaltung zahlreiche Modifikationen. Bei den *Hyperinen* sind sie im weiblichen Geschlechte sehr kurz, im männlichen dagegen von ansehnlicher Länge und dicht mit Spürhaaren besetzt. Die hinteren Antennen sind häufig länger als die vorderen, bei den männlichen *Platysceliden* zickzack-

---

[1]) C. Spence Bate, Catalogue of the specimens of Amphipodous Crustacea in the collection of the British Museum. London 1862. E. van Beneden et Em. Bessels, Mémoire sur la formation du Blastoderme chez les Amphipodes etc. Bruxelles 1868. C. F. Lütken, Bitrag til kundskab om Arterne af Slaegten Cyamus. Vidensk. Selsk. Skrift. Kjöbenhavn 1873. C. Claus, Der Organismus der Phronimiden. Arb. zool. Inst. Wien. II. 1879. O. Nebeski, Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden der Adria. Ebendas. III. 1881. P. Mayer, Die Caprelliden des Golfes von Neapel. 1882 u. 1890. Die Caprellidae der Siboga-Expedition. Leiden 1903. C. Bovallius, Contributions to a monograph of the Amphipoda Hyperiidea. Svenska Vet. Akad. Handl. 1887 u. 1889. C. Claus, Die Platysceliden. Wien 1887. T. Stebbing, Report of the Amphipoda collected by H. M. S. Challenger. 1888. Amphipoda I. Gammaridea: Tierr. 21. 1906. A. Della Valle, Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna u. Flora Neapel. XX. 1893. R. S. Bergh, Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. II. Zool. Jahrb. VII. 1893. C. Chun, Atlantis. Bibl. Zool. 1896. F. Vejdovský, Über einige Süßwasser-Amphipoden. Sitzgsber. böhm. Ges. Wiss. Prag 1896—1905. P. Heidecke, Untersuchungen über die ersten Embryonalstadien von Gammarus locusta. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXXVIII. 1904. Vgl. ferner die Schriften von G. O. Sars, Heller, Garbowski, Chevreux, Norman, Sayce, Pereyaslawzewa u. a.

förmig zusammengelegt, bei *Corophium* zu starken beinähnlichen Extremitäten umgebildet. Dagegen können sie beim Weibchen bis auf das Grundglied rückgebildet sein *(Phronima)* (Fig. 524)

Die Mandibeln sind kräftige Kauplatten mit scharfem, gezahntem Kaurand und unterem Kaufortsatz, meist mit dreigliedrigem, zuweilen verkümmertem Taster. Ebenso tragen die vorderen zweilappigen Maxillen in der Regel einen kurzen zweigliedrigen Taster (Fig. 523), während sich die Maxillen des zweiten Paares auf zwei ansehnliche, einer gemeinsamen Basis aufsitzende Laden beschränken. Die Kieferfüße verschmelzen zu einer Art Unterlippe, die entweder dreilappig ist *(Hyperinen)*, oder auf gemeinsamem Basalabschnitt ein inneres und äußeres Ladenpaar trägt, von denen das letztere dem Grundgliede des ansehnlichen fünfgliedrigen, häufig beinförmigen Endopoditen zugehört *(Crevettinen* und *Laemodipoden)*.

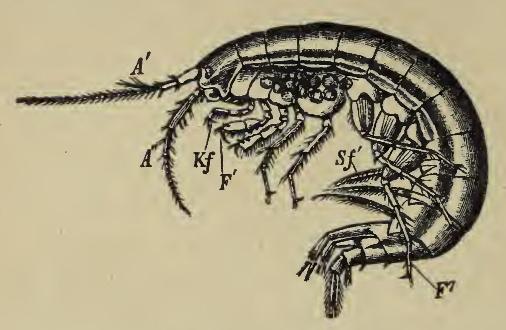


Fig. 522. *Gammarus pulex (neglectus)* (nach G. O. Sars) mit Eiern zwischen den Brutblättern am Thorax. ca. $^{6}/_{1}$

A', *A''* die beiden Antennen, *Kf* Kieferfuß, F^1 bis F^7 die Thoracalfüße, *Sf'* erster Schwimmfuß des Abdomens.

Die sieben Beinpaare des Thorax weisen in Gestaltung manche Verschiedenheiten auf. Ganz allgemein zeigen die drei hinteren Paare eine entgegengesetzte Winkelstellung ihrer Abschnitte. Das Basalglied der Brustfüße verbreitert sich an der Außenseite meist zu einer ansehnlichen Platte (Epimeralplatte), die bei den *Crevettinen* vornehmlich an den vier vorderen Paaren einen großen Umfang erreicht.

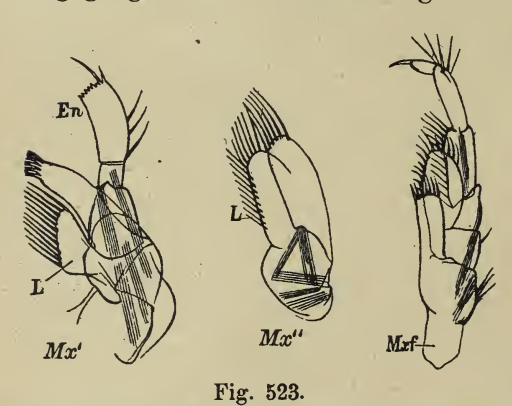


Fig. 523.

Mx' erste Maxille, *Mx''* zweite Maxille, *Mxf* Maxillarfuß von *Gammarus*. *En* Endopodit, *L* Lade.

Das meist sechsgliedrige Abdomen, das bei den *Laemodipoden* zu einem Höcker verkümmert ist, zerfällt in zwei nach Lage und Gestalt der Abdominalfüße differente Regionen. Die vordere Region trägt Schwimmfüße, die hintere Region, deren Segmente kürzer und zuweilen verschmolzen sind, meist griffelförmige Springfüße. Das Telson ist zuweilen gespalten.

Vornehmlich die Thoraxfüße (so besonders bei den *Corophiidae*) weisen häufig zahlreiche Drüsen (Fig. 524 und 44 *a*) auf.

Bei einigen Formen *(Gammarus*, mehreren *Platysceliden)* liegt eine paarige Statocyste vor dem Cerebralganglion.

Am Darm finden sich am Ende des Mitteldarmes dorsal in der Regel paarige, vielleicht als Exkretionsorgane fungierende Schläuche. Von Nephridien ist die Antennendrüse vorhanden.

Als Kiemen fungieren zarthäutige Schläuche, welche, dem Coxalgliede der Brustbeine angeheftet, durch lebhafte Bewegungen der Schwimmfüße des Abdomens neues Wasser zugeführt erhalten. Im weiblichen Geschlechte finden sich neben den Kiemen noch Epipodialanhänge als lamellöse Platten, die sich unter der Brust zur Bildung der Bruttasche zusammenlegen.

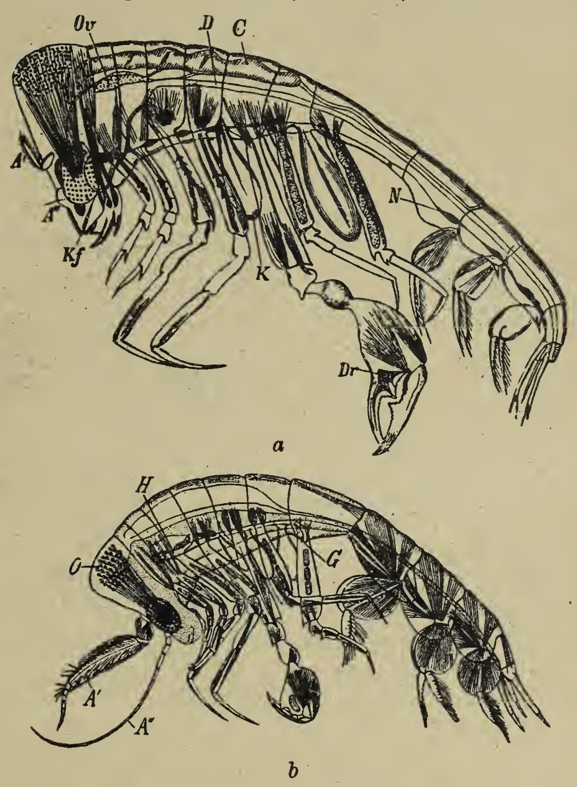


Fig. 524. *Phronimia sedentaria.*

a Weibchen (nach Claus), $^{3\cdot5}/_1$ *b* Männchen (nach Chun). $^6/_1$ *A'*, *A''* die beiden Antennen, *D* Darm, *Dr* Drüsen in der Greifzange des fünften Brustfußes, *G* Geschlechtsöffnung, *C* Herz, *H* Hoden, *K* Kiemen, *Kf* Kiefer, *N* Nervensystem, *O* Auge, *Ov* Ovarium.

Das Herz liegt im vorderen Teile des Thorax und ist meist mit drei Spaltenpaaren versehen (Fig. 524). Vom Herzen gehen eine vordere und hintere Aorta, zuweilen auch Seitengefäße ab. Die vordere Aorta bildet einen pericerebralen und darauffolgend einen perioesophagealen Gefäßring. Eine Ventralarterie fehlt.

Die Ovarien sind zwei einfache oder verästelte Schläuche mit ebensoviel Ovidukten, welche am drittletzten Brustsegmente ausmünden. Ähnlich erscheinen die Hoden jederseits aus einem Schlauche gebildet, dessen Samenleiter am letzten Brustsegmente sich öffnen.

Die Männchen unterscheiden sich von den Weibchen nicht nur durch den Mangel der Brutblätter, sondern durch stärkere Ausbildung der Greif- und Klammerhaken an den vorderen Brustfüßen sowie durch abweichende Antennenbildung (Fig. 524 *b*).

Die in die Bruttasche gelangten Eier entwickeln sich unter dem Schutze des mütterlichen Körpers. Der ventralwärts eingekrümmte Embryo

weist an der Rückenseite ein eigentümliches kugelförmiges Organ auf (vielleicht die Anlage einer auf das Embryonalleben beschränkten Nackendrüse, nach C. Heider möglicherweise bloß die Involutionsform des den Nahrungsdotter bedeckenden Blastodermteiles). Die aus den Eihüllen ausschlüpfenden Jungen besitzen in der Regel meist sämtliche Gliedmaßenpaare und im wesentlichen die Gestaltung des ausgebildeten Tieres, während die Gliederzahl der Antennen und die besondere Form der Beinpaare noch Abweichungen bietet. Nur bei den *Hyperinen* können die Abdominalfüße noch fehlen und die Abweichungen des jugendlichen Leibes so bedeutend sein, daß man denselben eine Metamorphose zuschreibt.

Die Amphipoden leben großenteils im süßen und salzigen Wasser, einige *(Corophiidae)* sind Bewohner von Röhren, die sie aus Sand oder Schlamm mit Hilfe der Hautdrüsen herstellen, *Chelura* lebt in Gängen zernagten Holzes. Die *Hyperinen* halten sich vornehmlich an pelagischen Seetieren, insbesondere Quallen auf und können, wie die weibliche *Phronima sedentaria*, mit ihrer Brut in glashellen Tönnchen (ausgefressenen Pyrosomen und Diphyiden) Wohnung nehmen. Die *Cyamiden* sind Parasiten an der Haut von Walen.



Fig. 525. Männchen von *Caprella aequilibra* (nach P. Mayer). *K* Kiemen. ca. $^3/_1$

1. Tribus. *Crevettina.* Amphipoden mit kleinem Kopf, wenig umfangreichen Augen und vielgliedrigen beinförmigen Kieferfüßen.

Beide Antennenpaare lang und vielgliedrig, beim Männchen umfangreicher. Gewöhnlich sind die vorderen Antennen die längeren und tragen auf dem mehrgliedrigen Schaft neben der Hauptgeißel eine kleine Nebengeißel (Fig. 522). Indessen können auch umgekehrt die hinteren Antennen beinartig verlängert sein *(Corophium)*. Die Kieferfüße, an ihrer Basis verwachsen, bilden eine große Unterlippe meist mit vier Laden und zwei beinähnlichen Endopoditen. Die Coxalglieder der Brustbeine gestalten sich zu breiten, meist umfangreichen Epimeralplatten. Die drei hinteren Fußpaare des Abdomens (Uropoden) sind oft griffelförmig verlängert. Die Crevettinen sind in erstaunlichem Formenreichtum vornehmlich in den kälteren Meeren verbreitet.

Fam. *Lysianassidae.* Körper ziemlich hoch, Epimeralplatten teilweise groß. Vordere Antenne mit Nebengeißel und dickem Schaft. Hintere Antenne beim Männchen mit langer Geißel. *Lysianassa longicornis* H. Luc. Atlant. Oz., Mittelmeer. *Anonyx nugax* Phipps, arktisch. *Eurythenes gryllus* Lcht. (*Lysianassa magellanica* M.-E.). Bis 9 *cm* lang. Atlant. Oz.

Fam. *Pontoporeiidae.* Epimeralplatten mäßig groß, mit Borsten umsäumt. Erste Antenne mit Nebengeißel. Die drei letzten Brustfüße häufig zum Eingraben geeignet. Telson gespalten. *Pontoporeia femorata* Kröy. Nordatlant., Ostsee. *Urothoe pulchella* A. Costa. Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Gammaridae.* Körper schlank. Vorderantenne meist mit Nebengeißel. Letztes Uropodenpaar gewöhnlich die übrigen überragend, mit mehr oder minder blatt-

förmigen Ästen. Bewegen sich mehr schwimmend. Großenteils Brack- und Süßwasserbewohner. *Gammarus marinus* Leach, europ. Meere. *G. locusta* L. Arktisch, Atlant. Oz., Mittelmeer. *G. pulex* L., im Süßwasser, Europa (Fig 522). *Niphargus puteanus* C. L. Koch. Augen rudimentär. In tiefen Brunnen. Europa. *N. stygius* Schdte. Blind. In Höhlengewässern, Krain. *Melita palmata* Mont. Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Orchestiidae.* Körper gedrungen. Vordere Antennen meist kurz, ohne Nebengeißel. Mandibel tasterlos. Letztes Pleopodenpaar gewöhnlich einästig. Leben am Strande, besonders an sandigem Meeresufer oder am Lande und bewegen sich springend. *Talitrus saltator* Mont., *Orchestia gammarellus* Pall. (*littorea* Mont.). Europ. Meere.

Fam. *Corophiidae.* Körper nicht seitlich kompreß. Abdomen klein. Epimeralplatten klein. Hintere Antennen zuweilen beinförmig gestaltet. Bewegen sich mehr schreitend. Bauen Röhren. *Cerapus crassicornis* Bate, Nordsee. *Corophium volutator* Pall. Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Cheluridae.* Körper ziemlich zylindrisch, die drei hinteren Segmente des Abdomens verschmolzen. Die drei letzten Pleopoden sehr ungleich gestaltet. *Chelura terebrans* Phil. Zernagt mit Limnoria terebrans Holzwerk in der See. Atlant. Oz., Mittelmeer.

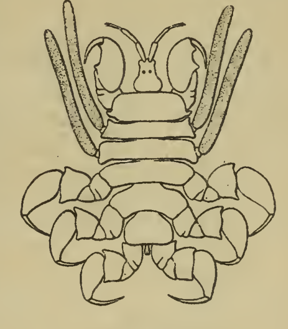


Fig. 526. *Cyamus mysticeti*, Männchen (nach Lütken). 1.5/1

Fam. *Dulichiidae.* Körper meist schlank, mit langgestrecktem sechsgliedrigen Thorax, dessen zwei letzte Segmente verschmolzen sind. Abdomen schwach, zuweilen nur fünfgliedrig, viertes Segment lang. Epimeralplatten sehr klein. Antennen sehr verlängert. Die drei hinteren Brustfüße gewöhnlich zum Anklammern eingerichtet. Bilden den Übergang zu den Laemodipoden. *Dulichia porrecta* Bate. Nordmeere. *Podocerus variegatus* Leach. Atlant. Oz., Mittelmeer.

2. Tribus. *Hyperina.* Amphipoden mit großem, stark aufgetriebenem Kopfe, umfangreichen, meist in Scheitel- und Wangenauge geteilten Augen, mit rudimentärem, als Unterlippe fungierendem Kieferfußpaar.

Antennen bald kurz und stummelförmig, bald von ansehnlicher Größe und beim Männchen in eine vielgliedrige Geißel verlängert *(Hyperiden).* Die hinteren Antennen können im weiblichen Geschlechte bis auf das Basalglied wegfallen *(Phronima)* (Fig. 524), beim Männchen zickzackförmig zusammengelegt sein *(Platyscelidae).* Die Kieferfüße bilden unter Reduktion der Endopoditen eine kleine zwei- oder dreilappige Unterlippe. Brustfüße teilweise mit kräftiger Greifhand oder Scheere. Caudalgriffel bald lamellös und flossenartig, bald stielförmig. Entwicklung mittels Metamorphose. Leben pelagisch, vornehmlich an Quallen und schwimmen sehr behend.

Fam. *Hyperiidae.* Kopf kugelig, fast ganz von den Augen erfüllt. Beide Antennenpaare freiliegend, mit mehrgliedrigem Schaft, beim Männchen mit langer Geißel. Mandibel mit dreigliedrigem Taster. Fünftes Fußpaar dem sechsten und siebenten meist gleich gebildet, mit klauenförmigem Endgliede. *Hyperia (Lestrigonus) medusarum* Müll., Nord. Meere, Mittelmeer.

Fam. *Phronimidae.* Kopf groß, mit prominierender Schnauze und großem geteilten Auge. Vordere Antennen im weiblichen Geschlecht kurz, nur zwei- oder dreigliedrig, beim Männchen mit langer vielgliedriger Geißel und dicht mit Riechhaaren besetztem Schaft. Hintere Antenne beim Weibchen rudimentär. Mandibel ohne Taster. Die Thorakalbeine teilweise mit kräftigem Greifhaken. *Phronima sedentaria* Forsk. Das Weibchen lebt mit seiner Brut in glashellen Tönnchen (ausgefressenen Pyrosomen und Diphyiden). Kosmopolit. (Fig. 524). *Phronimella elongata* Cls. Weit verbreitet. Verwandt sind *Cystisoma spinosum* F. Wird über 10 *cm* lang. Tiefsee. *Phrosina semilunata* Risso, Atlant. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Platyscelidae (Typhidae).* Beide Antennenpaare unter dem Kopfe verborgen, die vorderen klein, im männlichen Geschlechte mit stark aufgetriebenem buschigen Schaft und kurzer schmächtiger, weniggliedriger Geißel. Die hinteren Antennen beim Männchen sehr lang, zickzackförmig drei- bis viermal zusammengelegt, beim Weibchen kurz und gerade gestreckt, zuweilen ganz reduziert. Basalglieder des fünften und sechsten Brustfußes meist zu großen Deckplatten der Brust verbreitert. Siebenter Brustfuß meist rudimentär. *Platyscelus (Eutyphis) ovoides* Risso. Weit verbreitet. *Amphithyrus bispinosus* Cls. Atlant. Oz. Hier schließt sich an *Oxycephalus piscator* M. E. Weit verbreitet.

3. Tribus. *Laemodipoda,* Kehlfüßer. Erstes Thorakalsegment mit dem Kopf verschmolzen. Abdomen stummelförmig.

Das erste Thorakalsegment mit dem Kopf verschmolzen und das ihm zugehörige Beinpaar an die Kehle gerückt (Fig. 525). Die Kieferfüße bilden eine vierteilige Unterlippe mit langen Endopoditen. Kiemenschläuche meist auf das dritte und vierte Brustsegment beschränkt, dessen Beine oft verkümmern. Die Thoraxbeine enden mit Klammerhaken. Am stummelförmigen Abdomen Rudimente von Gliedmaßen.

Fam. *Caprellidae.* Körper linear gestreckt. Leben an Hydroiden- und Bryozoenstöckchen, von deren Tieren sie sich ernähren. *Phtisica marina* Slabber (*Proto ventricosa* Müll.). Mit sieben völlig entwickelten Thorakalfüßen. Nordsee, Mittelmeer, Atlant. Oz. *Caprella aequilibra* Say. Weit verbreitet (Fig. 525). *C. linearis* L., Nord. Meere. Dritter und vierter Thorakalfuß fehlen.

Fam. *Cyamidae.* Körper breit und flach, Abdomen ganz rudimentär. Parasiten an der Haut von Cetaceen. *Cyamus mysticeti* Ltk., Walfischlaus. Auf Balaena mysticetus (Fig. 526).

III. Unterklasse. **Palaeostraca.**

Branchiaten mit einem präoral gelegenen scheerentragenden Gliedmaßenpaare und fünf um den Mund gelegenen, als Kau- und Bewegungsorgane dienenden Fußpaaren des Cephalothorax.

Den Palaeostraken gehören die durchaus fossilen Gigantostraca und die Xiphosuren an; nur einen Vertreter weisen die letzteren in der heutigen Lebewelt auf, die Gattung *Limulus.* Die Palaeostraken führen in ihrem Bau zu den Arachnoideen hinüber, mit denen sie von manchen Forschern in einer Gruppe *Chelicerata* vereinigt werden. Ihre verwandtschaftlichen Beziehungen mit den Crustaceen gehen jedenfalls auf alte Formen zurück; wahrscheinlich sind die Trilobiten als Reste solcher Stammformen anzusehen.

In erster Linie ist für die Palaeostraken der Besitz eines einzigen, vor dem Munde gelegenen, mit einer Scheere endenden Gliedmaßenpaares (Cheliceren), das der ersten Antenne der Crustaceen entsprechen dürfte, sowie das Vorkommen von fünf um den Mund gelegenen Beinpaaren charakteristisch, deren Basalglieder als umfangreiche Mandibel-ähnliche Kaustücke (Enditen) umgebildet sind. Hinter dem letzten Beinpaare folgt als eine Art Unterlippe eine einfache oder gespaltene Platte (Metastoma). Der Körperteil, welcher diese Gliedmaßenpaare trägt, ist als Kopfbruststück zu bezeichnen, dessen schildförmig verbreiterte Schale in flügelförmig vorstehende Seitenstücke ausgezogen sein kann und auf der oberen Fläche außer zwei großen Seitenaugen zwei kleine mediane Stirnaugen trägt.

Auf das Kopfbruststück folgt ein aus einer größeren Zahl von (zuweilen verschmolzenen) Segmenten zusammengesetztes langgestrecktes oder kürzeres Abdomen, das mit einem flachen oder stachelförmig ausgezogenen Telson endet. Die vorderen Abdominalsegmente tragen blattförmige Füße, an denen die Kiemen liegen.

1. Ordnung. **Gigantostraca (Merostomata).**

Palaeozoische Palaeostraken mit relativ kurzem Cephalothorax und langgestrecktem, aus zwölf Segmenten zusammengesetztem Abdomen, das mit einem flachen oder stachelförmigen Telson abschließt.

Der gewaltige Körper dieser schon im Untersilur auftretenden Tiere (Fig. 527) erreicht zuweilen die Länge von 1·5 *m.* An der Unterseite des Kopfbrustschildes liegen um den Mund sechs langgestreckte bestachelte Beinpaare, von denen das letzte, bei weitem größte mit breiter Ruderflosse endet. Die vordersten Gliedmaßen sind mit einer Scheere bewaffnet. Bemerkenswert ist die Annäherung der hierher gehörigen *Eurypteriden* in ihrer allgemeinen Körperform an die Scorpioniden.



Fig. 527. *Eurypterus remipes* (nach Nieszkowski). *a* Rückenansicht, *b* Bauchansicht. *O* Augen, *St* Telson, *H* Metastoma.

2. Ordnung. **Xiphosura[1]) (Poecilopoda), Schwertschwänze.**

Palaeostraken mit großem schildförmigen Cephalothorax und gelenkig abgesetztem, sechs lamellöse Fußpaare tragendem Abdomen, welches mit einem langen Schwanzstachel (Telson) endet.

---

[1]) Außer Straus-Dürkheim, Van der Hoeven, Gegenbaur vgl. A. Dohrn, Zur Embryologie und Morphologie von Limulus Polyphemus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. VI. 1871. A. S. Packard, The anatomy, histology and embryology of Limulus polyphemus. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Boston 1880. A. M. Edwards, Recherches sur l'anatomie des Limules. Ann. sc. nat. 1873. E. Ray Lankester.

Der große, mit festem Chitinpanzer bedeckte Körper dieser Tiere (Fig. 528) zerfällt in ein gewölbtes Kopfbrustschild und ein flaches, fast sechsseitiges Abdomen, welchem sich noch ein schwertförmiger beweglicher Stachel (Telson) anschließt. Das erstere bildet die weit größere Vorderhälfte des Leibes und besitzt auf seiner gewölbten Rückenfläche zwei große zusammengesetzte Seitenaugen und weiter nach vorne, der konvexen Stirnfläche zugekehrt, zwei kleinere, der Medianlinie genäherte Mittelaugen. Auf der unteren Seite des Cephalothorax entspringen sechs Paare von Gliedmaßen, von denen das vordere schmächtige vor der Mundöffnung liegt und wie die meisten nachfolgenden Beine mit einer Scheere endet. Die Gliedmaßen des Cephalothorax umstellen rechts und links die Mundöffnung und dienen in ihren ladenförmigen Coxalgliedern zugleich als Mundteile zur Zerkleinerung der Nahrung. Am Basalgliede der letzten Gliedmaße entspringt ein spatelförmiger Anhang. Das Metastoma wird durch eine paarige Bildung (Chilaria) repräsentiert. Der schildförmige Hinterleib, welcher mittels eines queren Gelenkes am Kopfschilde in der Richtung vom Rücken nach dem Bauche bewegt wird, ist jederseits mit beweglichen pfriemenförmigen Stacheln bewaffnet; ihm gehören sechs Paare lamellöser Beine an, von denen das erste einen Deckel (Operculum) für die nachfolgenden bildet. Die fünf hinteren Beine dienen sowohl zum Schwimmen als zur Respiration, da an ihnen die Kiemenblätter liegen.

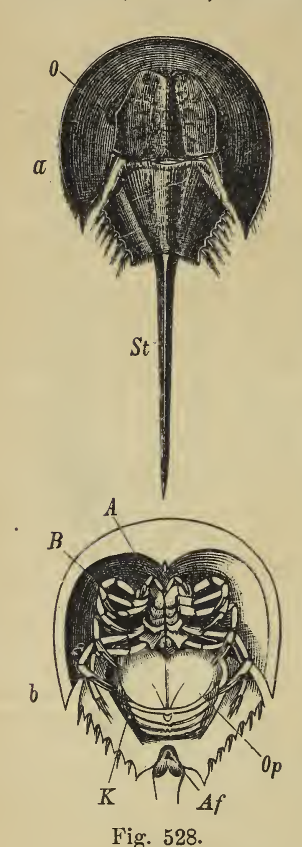


Fig. 528.

a Limulus moluccanus, Dorsalansicht (nach Huxley). 1/6 *O* Augen, *St* Schwanzstachel. — *b L. rotundicauda* (nach M. Edwards). Ventralansicht. *A* Cheliceren, *B* die Füße, *K* Kiemen, *Op* Operculum, *Af* After.

Die innere Organisation erlangt eine hohe Entwicklung. Am Nervensystem unterscheidet man einen breiten Schlundring, dessen vordere Partie als Gehirn die Augennerven entsendet, während aus den seitlichen Teilen des ersteren die sechs Nervenpaare der Cheliceren und Beine entspringen, ferner eine untere Schlundganglienmasse mit drei Querkommissuren und einem gangliösen Doppelstrang, welcher Äste an die Bauchfüße abgibt und mit einem Doppelganglion im Abdomen endet.

Der Verdauungskanal besteht aus Oesophagus, Kaumagen und einem geradgestreckten, mit einer Leber (Hepatopankreas) versehenen Magen-

---

Limulus an Arachnid. Quart. Journ. micr. sc. XXI. 1881. J. S. Kingsley, The Embryology of Limulus. Journ. Morph. VII, VIII. 1892—1893. K. Kishinouye, On the Development of Limulus longispina. Journ. Coll. Sc. Japan 1892. W. Patten und W. A. Redenbaugh, Studies on Limulus. Journ. Morph. XVI. 1900.

darm, welcher vor der Basis des Schwanzstachels im After ausmündet. Als Nephridien finden sich ansehnliche rote Drüsenschläuche, die Coxaldrüsen, welche jederseits im Cephalothorax liegen und bei dem jugendlichen Tiere am fünften Gliedmaßenpaare sich nach außen öffnen.

Das Herz ist ein langgestrecktes, von acht Spaltenpaaren durchbrochenes Rückengefäß und führt in Arterien, die sich in lacunäre Blutbahnen fortsetzen.

Die verästelten Ovarien vereinigen sich zu zwei Eileitern, welche an der unteren Seite des Operculums mit zwei getrennten Öffnungen ausmünden; an gleicher Stelle liegen beim Männchen die Öffnungen der beiden Samenleiter. Die Männchen sind von den Weibchen schon äußerlich verschieden, indem die vorderen Brustfüße mit einer Klaue enden.

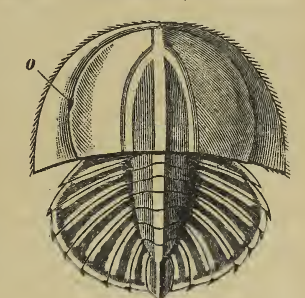


Fig. 529. Larve von *Limulus polyphemus* im sog. Trilobitenstadium (nach Dohrn). *O* Auge. ¹²/₁

Über die Entwicklung ist bekannt, daß die Jungen noch ohne Schwanzstachel, auch oft ohne die drei hinteren Kiemenfußpaare das Ei verlassen. Man hat dieses Stadium wegen der Trilobitenähnlichkeit das Trilobitenstadium genannt (Fig. 529). An dem Kopfschild erhebt sich glabellaähnlich ein wulstförmiges Mittelstück, das auch an den acht Abdominalsegmenten wiederkehrt, von denen das letzte zwischen den Seitenteilen die kurze Anlage des Schwanzstachels umfaßt.

Die ausgewachsenen Tiere erreichen die Länge von bis 60 *cm* und leben ausschließlich in den warmen Meeren. Sie halten sich in einer Tiefe von 2 bis 6 Faden auf und wühlen im Schlamme. Als Nahrung dienen vornehmlich Würmer.

Fam. *Limulidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Limulus moluccanus* Clus., Molukkenkrebs, Sunda-Inseln, Molukken (Fig. 528). *L. polyphemus* L. Ostküste von Nordamerika.

II. Klasse. **Arachnoidea.**[1])

Luftatmende Arthropoden mit Cephalothorax, mit nur zwei Paaren von Mundgliedmaßen und vier Beinpaaren, mit gliedmaßenlosem Abdomen.

Bei den Arachnoideen sind Kopf und Brust zu einem kurzen Cephalothorax verschmolzen, der aber bei einigen *Pedipalpen* und den *Solifugae*

¹) C. Walckenaer et P. Gervais, Histoire naturelle des Insectes Aptères. 3 Vols. Paris 1837—1844. Hahn und Koch, Die Arachniden, getreu nach der Natur abgebildet und beschrieben. Nürnberg 1831—1849. E. Blanchard, Organisation du règne animal. Arachnides. Paris 1852. G. Newport, On the structure, relations and development of the nervous and circulatory systems in Myriapoda and macrourous Arachnida. Phil. Transact. 1843. J. Mac Leod, Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. Biolog. V.

eine sekundäre Gliederung aufweist. Das Abdomen verhält sich sehr verschieden. Sehr häufig ist es gegliedert und sitzt dem Cephalothorax in ganzer Breite an. Bei den Skorpionen ist es langgestreckt und zerfällt in ein breites Präabdomen und ein schmales, sehr bewegliches Postabdomen. Bei den Spinnen ist der kugelig aufgetriebene Hinterleib ungegliedert und mittels eines kurzen Stieles dem Cephalothorax angefügt, bei den Milben rudimentär und mit dem Kopfbruststück verschmolzen. Bei den *Linguatuliden,* deren Zugehörigkeit zu den Arachnoideen übrigens keineswegs feststeht, streckt sich der gesamte Leib zu einem geringelten wurmartigen Körper mit vier paarig gestellten Klammerhaken anstatt der Extremitätenpaare, so daß man diese Tiere als Zungenwürmer bezeichnen und bei ihrem parasitischen Aufenthalte den Eingeweidewürmern unterordnen konnte.

Die Skorpione sind als die ursprünglichsten Arachnoideen zu betrachten und von den kiemenatmenden Palaeostraken abzuleiten, mit denen sie eine weitgehende bauliche Übereinstimmung zeigen; die Palaeostraken werden auch von manchen Forschern mit den Arachnoideen in eine gemeinsame Gruppe *Chelicerata* zusammengefaßt. Die übrigen Gruppen ergeben sich sowohl der Größe als der Organisation nach als in verschiedenem Maße und zum Teil infolge von Parasitismus reduzierte Formenreihen.

Charakteristisch ist die durchgreifende Reduktion des Kopfabschnittes, welchem nur zwei zu Mundwerkzeugen verwendete Extremitäten angehören (Fig. 530). Die vorderen, zu Kiefern verwendeten Gliedmaßen des Kopfes, die *Kieferfühler (Cheliceren),* dürften der 1. Antenne der Crustaceen gleichzustellen sein. Sie enden entweder mit einer Scheere (Scheerenkiefer, wie bei Skorpionen, zahlreichen Milben), oder mit einer Klaue (Klauenkiefer, wie bei Spinnen). Es können die Kieferfühler aber auch Stilette bilden, die dann von den rinnenförmigen Laden der Kiefertaster scheidenartig umschlossen werden (Milben). Das zweite Extremitätenpaar des Kopfes, die *Kiefertaster (Maxillarpalpen),* die der 2. Antenne der Krebse homolog sein dürften, zeigen meist Beinform und besitzen am Grundgliede eine Kieferlade. Sie enden entweder klauenlos oder als *Klauentaster* mit einer Klaue oder als *Scheerentaster* mit einer Scheere. Bei den Araneiden sowie einigen anderen Arachnoideen kommt noch eine unpaare Platte als Unterlippe hinzu. Die vier nachfolgenden Gliedmaßenpaare der Brust sind die zur Ortsbewegung verwendeten Beine, von denen das erste zuweilen eine abweichende Form erhält, sich tasterartig verlängert *(Pedipalpen)* und wie auch das zweite mit seinem Basalglied auch als Kiefer fungieren kann. Die

1884. R. Sturany, Die Coxaldrüsen der Arachnoideen. Arb. zool. Inst. Wien. IX. 1891. C. Börner, Arachnologische Studien. Zool. Anz. XXV. 1902. E. Ray Lankester, The Structure and Classification of the Arachnida. Quart. Journ. micr. scienc. XLVIII. 1905. B. H. Buxton, Coxal glands of the Arachnids. Zool. Jahrb. Suppl. XIV. 1913. L. Scheuring, Die Augen der Arachnoideen. Zool. Jahrb. XXXIII, XXXVII. 1913, 1914. Vgl. ferner die Arbeiten von Pocock, Weissenborn, Oudemans u. a.

Beine bestehen aus sieben oder sechs Gliedern, die bei den höheren Formen analog den Abschnitten des Insektenbeines bezeichnet werden.

Die innere Organisation der Arachnoideen schließt sich an jene der Palaeostraken an, zeigt aber innerhalb der Gruppe mannigfache Verschiedenheiten. Am Nervensystem weist die Bauchganglienkette sehr verschiedene Stufen der Konzentration auf. Vom Gehirn entspringen die Augennerven, während die Nerven der Kieferfühler in dem vorderen, an die Kommissur emporgerückten unteren Schlundganglion wurzeln. Von Sinnesorganen treten Augen auf, welche, der Zahl nach zwischen 2 bis 12 schwankend, in symmetrischer Weise auf der Scheitelfläche des Cephalothorax verteilt sind. Es sind unbewegliche zweischichtige Napfaugen oder wie die Mittelaugen des Skorpions, die vorderen Mittelaugen (Hauptaugen) der Spinnen und die Augen der Phalangiden inverse Blasenaugen (Fig. 118).

Der Darmkanal gliedert sich in einen engen Oesophagus und einen weiteren Magendarm, welcher in der Regel seitliche Blindsäcke trägt. Der letztere gliedert sich wiederum bei den Spinnen und Skorpionen in einen vorderen erweiterten Abschnitt, den sog. Magen, und in den Darm ab. Als Anhangsdrüsen des Darmes finden sich Speicheldrüsen, bei den Spinnen und Skorpionen eine umfangreiche Leber (Hepatopankreas) und am hinteren Teile des Mitteldarmes mit Ausnahmen *(Phalangiidae)* exkretorische schlauchförmige Anhänge (analog den Malpighischen Gefäßen der Insekten).

Von Nephridien treten bei den meisten Arachnoideen die *Coxaldrüsen* als lange gewundene Schläuche in den Seiten des Thorax (wie bei Limulus) auf. Sie münden am Grundgliede des 1. oder 3. Thoraxfußes aus, scheinen aber beim ausgebildeten Tiere meist keine Ausmündung zu besitzen.

Die Organe des *Kreislaufes* und der *Respiration* zeigen ebenfalls verschiedene Grade der Ausbildung und fallen nur bei den niedersten Milben vollständig hinweg. Das Herz liegt im Abdomen als langgestrecktes Rückengefäß mit seitlichen Spaltöffnungen und meist mit vorderer und hinterer Aorta, zu denen zuweilen noch seitliche verzweigte Gefäßstämme hinzukommen. Die *Respirationsorgane* sind *Fächertracheen* (Lungen) (Fig. 138), welche in ein bis vier Paaren segmental am Abdomen sich finden. Sie stellen von der Haut aus entstandene Einstülpungen vor, die sich durch Stigmen nach außen öffnen und in deren Innenraum mehr oder minder zahlreiche parallel gelagerte Lamellen hineinragen. Die Fächertracheen werden von den an der Hinterseite der Abdominalfüße gelegenen Kiemen von *Limulus* abgeleitet und als in die Tiefe versenkte Kiemen aufgefaßt. Damit stimmt ihre Entstehung an der Hinterseite von abdominalen Extremitätenanlagen überein, die sich bei den Arachnoideen zur Embryonalzeit vorfinden (Fig. 533) und später die äußere Decke der Fächertrachee bilden. Bei zahlreichen Arachnoideen (viele Spinnen, *Pseudoskorpione*, *Opilionidea*, viele Milben) sind Röhrentracheen vorhanden; sie sind als gesondert in der Arachnoideengruppe entstanden anzusehen und von der

Lunge abzuleiten. Die cephalothorakalen Tracheen der *Solifugae, Opilioniden* sowie von *Acarinen* sind Bildungen eigener Art.

Die Arachnoideen sind getrennten Geschlechtes. Die Geschlechtsorgane münden an der Basis des Abdomens (2. Abdominalsegment) unterhalb einer Klappe (Genitaloperculum).

Nur wenige Arachnoideen gebären lebende Junge (Skorpione, einige Milben sind ovovivipar), die meisten legen die Eier ab. In der Regel haben die ausgeschlüpften Jungen bereits die Körperform der ausgewachsenen Tiere; bei den Milben fehlt noch ein Beinpaar, das erst mit den nachfolgenden Häutungen auftritt; die Entwicklung der Linguatuliden und Milben, welche auch ein puppenähnliches, ruhendes Stadium durchlaufen, ist demnach eine Metamorphose.

Fast alle Arachnoideen nähren sich von tierischen, wenige von pflanzlichen Säften, viele Milben und die Linguatuliden parasitisch. Die größeren, höher organisierten Formen bemächtigen sich als Raubtiere der lebenden, vorzugsweise aus Insekten und Spinnen bestehenden Beute und besitzen meist Giftwaffen zum Töten derselben. Viele bauen sich mittels Sekretes von Spinndrüsen Gewebe und Netze, in denen sie die zu ihrer Nahrung dienenden Tiere fangen. Die meisten halten sich den Tag über unter Steinen und in Verstecken auf und kommen erst am Abend und zur Nachtzeit aus den Schlupfwinkeln zum Nahrungserwerbe hervor. Die ältesten Arachnoideen sind Skorpione aus dem Silur.

1. Ordnung. **Scorpionidea,**[1]) **Skorpione.**

Große Arachnoideen mit umfangreichem Abdomen, das in ein siebengliedriges Präabdomen und sechsgliedriges schmales Postabdomen mit einem Giftstachel am Hinterende zerfällt. Die Kieferfühler und beinförmigen Kiefertaster enden mit Scheere. Mit vier Paaren von Fächertracheen.

Die Skorpione haben durch ihre gewaltigen Scheerentaster und ihren festen Körperpanzer eine gewisse Ähnlichkeit mit den zehnfüßigen Schalenkrebsen (Fig. 530). Dem gedrungenen Kopfbruststück schließt sich ein langgestrecktes Abdomen an, welches in ein walzenförmiges siebengliedriges Präabdomen und ein sehr enges sechsgliedriges Postabdomen zerfällt, an

[1]) P. Gervais, Remarques sur la famille des scorpions et description de plusieurs espèces nouvelles etc. Arch. Muséum d'hist. nat. IV. 1844. L. Dufour, Histoire anatomique et physiologique des Scorpions. Mém. prés. à l'acad. XIV. 1856. G. H. Parker, The Eyes in Scorpions. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XIII. 1887. M. Laurie, The Embryology of a Scorpion. Quart. Journ. microsc. sc. XXXI. 1890. A. Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. I. u. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1894 u. 1895. A. Kowalevski, Une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe. Mém. Acad. St. Pétersbourg 1897. K. Kraepelin, Scorpiones und Pedipalpi. Thierreich. 8. Lfg. Berlin 1899. E. Pawlowsky, Scorpiotomische Mitteilungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. CV. 1913. Vgl. außerdem die Schriften von Metschnikoff, Ray Lankester, Pocock, Birula, Simon, Borelli, Police, Schröder u. a.

dessen Ende sich ein gekrümmter, mit zwei Giftdrüsen versehener Giftstachel erhebt (Fig. 531). Das Präabdomen zeigt beim Embryo acht Segmente, von denen das erste (prägenitale) eine Rückbildung erfährt. Die Kieferfühler sind dreigliedrige Scheerenfühler, die Kiefertaster enden mit aufgetriebener Scheere, während das Basalglied mit breiter Mahlfläche als Lade dient. Die vier Beinpaare sind kräftig entwickelt und enden mit Doppelkrallen; dic zwei vorderen besitzen einen basalen ladenartigen Fortsatz.

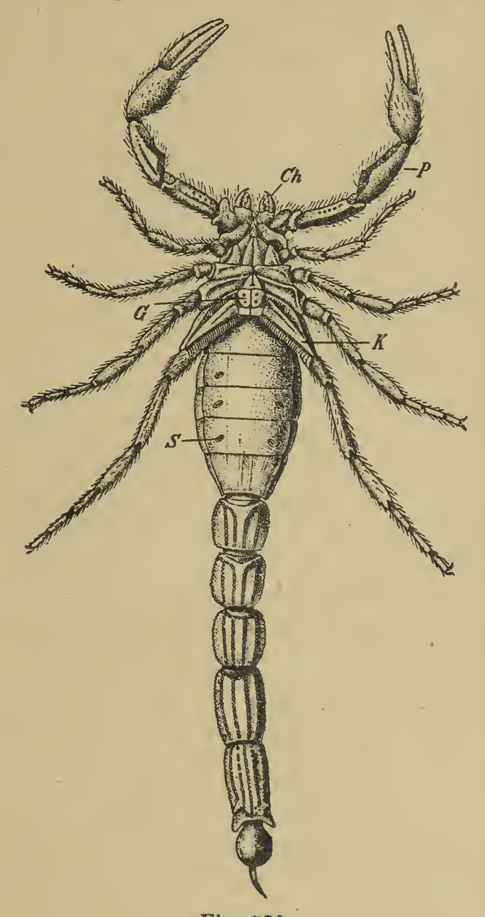


Fig. 530.
Buthus occitanus (nach Blanchard). 1/1
Ch Cheliceren, *G* Genitalklappe, *K* kammförmige Anhänge, *P* Pedipalpen, *S* Stigmen.

Das Nervensystem besteht aus einem zweilappigen Gehirn, einer großen ovalen Brustganglienmasse und sieben bis acht kleineren Ganglienanschwellungen des Abdomens, von denen die vier letzten dem Postabdomen zugehören (Fig. 531). Als Eingeweidenervensystem betrachtet man ein kleines, am Anfange des Schlundes gelegenes Ganglion, das durch Nerven mit dem Gehirn verbunden ist und Nervenäste zum Darmkanal entsendet. Von Sinnesorganen finden sich auf der Mitte des Cephalothorax zwei größere Mittelaugen sowie seitlich nahe dem Vorderrande 2—5 Paare von Seitenaugen.

Die von einer Oberlippe überdeckte Mundöffnung führt in den Darm, der ein enges gerades Rohr bildet, welches im Präabdomen von der umfangreichen, vielfach gelappten Leber umlagert wird und am vorletzten Hinterleibsringe ausmündet. Als Exkretionsorgane fungieren zwei vom Mitteldarm entstandene Malpighische Gefäße. Dazu kommt ein Paar Coxaldrüsen, welche am dritten Beinpaare ausmünden.

Die Kreislaufsorgane sind am höchsten entwickelt in der ganzen Klasse. Das im Präabdomen gelegene gestreckte und durch Flügelmuskeln befestigte Rückengefäß wird von einem Pericardialsinus umgeben und nimmt aus diesem das Blut durch acht Paare von Spaltöffnungen auf, um es durch eine vordere und hintere sowie durch seitliche Arterien nach den

Organen hinzuleiten. Unter den aus der Kopfaorta entspringenden Gefäßen tritt eine supraneurale, längs des Bauchmarkes verlaufende Arterie

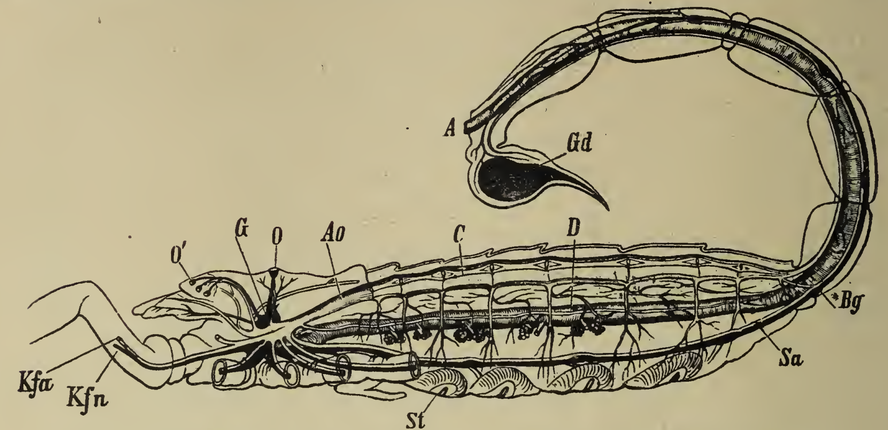


Fig. 531. Durchschnitt durch den Körper eines Skorpions (nach Newport).

C Herz, *Ao* Aorta, *G* Gehirn, *O* Mittelauge, *O'* Seitenaugen, *D* Darmkanal mit den Leberschläuchen, *Sa* Supraneuralarterie, *Bg* Bauchganglienkette, *Kfn* Nerv des Kiefertasters, *Kfa* Arterie desselben, *St* Stigmen der Fächertracheen, *A* After, *Gd* Giftdrüse.

an Umfang hervor (Fig. 531). Die feineren Arterienenden scheinen durch Capillaren in die Anfänge der venösen Bahnen zu führen, aus denen sich das Blut in einem der Bauchwand dicht aufliegenden Sinus sammelt. Von diesem strömt das Blut nach den Atmungsorganen und durch venöse Bahnen in den Pericardialsinus zurück. Lymphatische Drüsen wurden im Präabdomen gefunden.

Die Respiration erfolgt durch vier Paare von Fächertracheen, welche mit ebensoviel Stigmenpaaren an dem 3.—6. Abdominalsegmente sich öffnen. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane (Fig. 532) sind strickleiterförmig gestaltet und münden an der Basis des Abdomens unter der Genitalklappe, vor zwei eigentümlichen kammförmigen Anhängen, den modifizierten Gliedmaßen des 2. Abdominalsegmentes, welche als Tast- und Spürorgane dienen. Die Männchen zeichnen sich durch verschiedene Ausbildung der Scheeren, des Postabdomens, der Kämme etc. aus. Die Weibchen sind

Fig. 532. Ovarium von *Buthus occitanus* (nach Blanchard).

G Genitalklappe, *Od* Ovidukt.

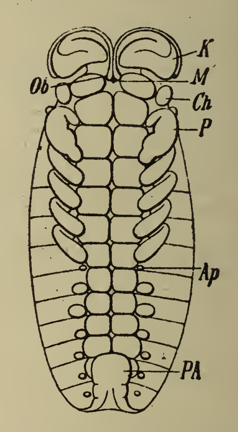


Fig. 533. Embryonalanlage von *Euscorpius carpathicus* mit den Anlagen von 7 Abdominalgliedmaßen *(Ap)* (nach A. Brauer).

Ch Cheliceren, *K* Kopflappen, M Mund, *Ob* Oberlippe, *P* Maxillarpalpen, *PA* Postabdomen.

lebendig gebärend. Die Entwicklung des Eies erfolgt in den Ovarien und ist eine direkte. Die Furchung ist discoidal. Der sich entwickelnde Embryo besitzt an den vorderen sieben Segmenten des achtgliedrig angelegten Präabdomens Anlagen von Beinpaaren (Fig. 533) und wird von Embryonalhüllen (Amnion, Serosa) umschlossen, die erst nach der Geburt abgestreift werden. Die Jungen verbleiben nach der Geburt noch einige Zeit am mütterlichen Körper.

Die Skorpione leben in wärmeren Gegenden und kommen zur Dämmerungszeit aus ihren Verstecken hervor. Sie ergreifen die zur Nahrung dienenden Tiere, besonders Spinnen und größere Insekten, mit den Scheerentastern und töten sie durch das mit dem Stiche in die Wunde einfließende Gift der terminalen Giftdrüse. Einzelne Arten erlangen eine sehr bedeutende Größe und können selbst den Menschen durch ihren Stich tötlich verletzen.

Fam. *Buthidae.* Mit triangulärem, nach vorne stark verschmälertem Sternum. Seitenaugen jederseits 3 bis 5. Scheerenhand der Maxillarpalpen gerundet. *Buthus occitanus* Amor. Küsten des Mittelmeeres, bis zum Senegal, Arabien (Fig. 530). *B. quinquestriatus* H. E., Vorderasien, Nordafrika. *Isometrus maculatus* Geer. In den Tropen und Subtropen allgemein verbreitet.

Fam. *Scorpionidae.* Sternum mit parallelen Seitenrändern, meist pentagonal. Seitenaugen jederseits 3. Scheerenhand oft plattgedrückt. *Pandinus imperator* C. L. Koch. Bis über 17 *cm* lang. Tropisches Afrika. *Heterometrus indus* Geer. Ostindien. *Scorpio maurus* L. Nordafrika.

Fam. *Chactidae.* Sternum meist nicht länger als breit. Mit 2 Seitenaugen, selten alle Augen fehlend. *Euscorpius italicus* Hbst. Norditalien bis Kaukasus. *E. carpathicus* L. Südeuropa bis Kaukasus, auch Ostalpen, Karpathen. *E. germanus* C. L. Koch, Südtirol, Oberitalien. *Chactas* Gerv.

2. Ordnung. **Pedipalpi, Skorpionspinnen. Geißelskorpione.**[1])

Arachnoideen mit einfachem oder sekundär gegliedertem Cephalothorax, mit abgeschnürtem 11—12 gliedrigen Abdomen, mit Klauenkiefern und klauen- oder scheerenförmigen Maxillarpalpen, mit geißelförmig verlängerten Vorderbeinen, meist mit 2 Paar Fächertracheen.

---

[1]) H. Lucas, Essai sur une monographie du genre Thelyphonus. Magas. de Zool. 1835. J. v. d. Hoeven, Bijdragen tot de kennis van het geslacht Phrynus. Tijdschr. voor nat. Geschied. IX. 1842. M. Laurie, On the Morphology of the Pedipalpi. Journ. Linn. Soc. London. XXV. 1896. K. Kraepelin, Scorpiones und Pedipalpi. Thierr. 8. Lfg. Berlin 1899. S. Pereyaslawzewa, Développement embryonnaire des Phrynes. Ann. scienc. nat. 1901. L. H. Gough, The development of Admetus pumilio. Quart. Journ. microsc. sc. XLV. 1902. W. Schimkewitsch, Ueber die Entwicklung von Thelyphonus caudatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXI. 1906. B. Grassi, Intorno ad un nuovo Aracnide Artrogastro. Bull. Soc. Entom. Ital. XVIII. 1886. H. J. Hansen and W. Sörensen, The order Palpigradi. Entom. Tidskr. Stockholm 1898. H. J. Hansen, On six species of Koenenia, with remarks on the order Palpigradi. Ebenda 1901. C. Börner, Beiträge zur Morphologie der Arthropoden. I. Ein Beitrag zur Kenntniß der Pedipalpen. Zoologica. XLII. 1904. J. K. Tarnani, Anatomie de Thelyphonus caudatus (russ.). Warschau 1904. H. J. Hansen and W. Sörensen, The Tartarides. Arkiv Zool. Stockholm 1905. Vgl. ferner die Schriften von E. Blanchard, Pocock, Adensamer, Simon u. a.

Der Cephalothorax der Pedipalpen (Fig. 534) ist entweder einfach oder sekundär gegliedert, das durch eine Einschnürung von demselben abgesetzte Abdomen 11—12 gliedrig. Bei der den Skorpionen am nächsten stehenden Gattung *Thelyphonus* sind die drei letzten Segmente des Abdomens zu einer kurzen Röhre verengt, deren Ende sich in einen gegliederten Fadenanhang fortsetzt, der mit Ausnahme der *Amblypygi* auch den übrigen Pedipalpen zukommt. Die Kieferfühler sind meist Klauenkiefer und bergen wahrscheinlich wie bei den Spinnen eine Giftdrüse, da der Biß dieser Tiere sehr gefürchtet ist. Die Kiefertaster dagegen sind bald Klauentaster von bedeutender Stärke und mit Stacheln bewaffnet, bald Scheerentaster *(Thelyphonidae).* Stets endet das vordere Beinpaar mit einem geißelförmig geringelten Abschnitt. Die Geißelskorpione besitzen zwei Mittelaugen und jederseits drei in einer Gruppe vereinigte Seitenaugen. Zuweilen fehlen Augen. Die Atmung erfolgt durch zwei (seltener ein) Paare von Fächertracheen am 2. und 3. Abdominalsegment; sie fehlen bei den *Palpigradi.* In der Bildung des Darmkanals, des Nervensystems und der Genitalorgane stehen die Geißelskorpione den Spinnen am nächsten. Die *Thelyphoniden* besitzen zwei Analdrüsen. Ausstülpbare Ventralsäckchen finden sich bei *Amblypygen* und *Palpigraden.* Die Pedipalpen sind fast durchwegs eierlegend. Sie sind Bewohner der Tropen und Subtropen.



Fig. 534. *Phrynichus reniformis* (aus règne animal).
Kt Kiefertaster, *Gb* geißelförmiges erstes Beinpaar. 2/3

Fam. *Thelyphonidae.* Cephalothorax länger als breit. Die drei letzten Glieder des Abdomens zu einer kurzen Röhre verengt, an deren Ende ein langer gegliederter Caudalfaden. Kiefertaster mit Scheere. Tarsalgeißel des 1. Beinpaares kurz. *Thelyphonus caudatus* L. Java.

Fam. *Schizonotidae.* Cephalothorax in drei Abschnitte geteilt. Caudalfaden kurz. Kiefertaster mit Klaue. Nur ein Paar Fächertracheen. Augen fehlen. *Schizonotus crassicaudatus* Cambr. Ceylon.

Fam. *Palpigradi.* Die beiden hinteren Thorakalsegmente frei und vom Cephalothorax abgegliedert. Abdomen mit langem Caudalfaden. Cheliceren mit Scheere, Maxillarpalpen beinartig. Atmungsorgane und Augen fehlen. *Koenenia mirabilis* Grassi, Mittel- und Unteritalien, Tunis. *K. wheeleri* Rucker, Texas.

Fam. *Amblypygi.* Cephalothorax breit, nierenförmig. Abdomen oval, ohne Caudalfaden. Kiefertaster mit Klaue. Tarsalgeißel sehr lang. *Phrynichus (Phrynus)*

reniformis L. Vorderindien, Ceylon, Ostafrika (Fig. 534). *Tarantula fuscimana* C. L. Koch, Zentralamerika. *Admetus pumilio* C. L. Koch, nördl. Südamerika.

3. Ordnung. **Araneida, Spinnen.**[1])

Arachnoideen mit gestieltem, in der Regel ungegliedertem Hinterleib, mit klauenförmigen Kieferfühlern und beinförmigen Kiefertastern, mit vier oder sechs Spinnwarzen und vier Fächertracheen oder zwei Fächertracheen und zwei Röhrentracheen, selten mit vier Röhrentracheen.

Die Körperform der echten Spinnen erhält ihren eigentümlichen Charakter durch den angeschwollenen, in der Regel ungegliederten Hinterleib, dessen Basis stielförmig eingeschnürt ist (Fig. 535). Nur bei den *Liphistiiden* zeigt das Abdomen dorsal eine Gliederung (Fig. 549). Die großen Kieferfühler über dem Stirnrande bestehen aus einem kräftigen, an der Innenseite gefurchten Basalabschnitt und einem klauenförmig einschlagbaren Endgliede, an dessen Spitze der Ausführungsgang einer Giftdrüse mündet (Fig. 536); im Momente des Bisses fließt das Sekret dieser Drüse in die durch die Klaue geschlagene Wunde ein und bewirkt bei kleineren Tieren den fast augenblicklichen Tod. Hinter denselben folgen die mit einer Speicheldrüse versehene Oberlippe, zu deren Seite die eben-

[1]) Außer den Schriften von C. A. Walckenaer, Treviranus, C. J. Sundevall, Th. Thorell, Koch, Dugès, Lebert, Claparède vgl. A. Menge, Preussische Spinnen. Danzig 1866. F. Plateau, Recherches sur la structure de l'appareil digestif et sur les phénomènes de la digestion chez les Aranées dipneumones. Bruxelles 1877. F. M. Balfour, Notes on the Development of the Araneina. Quart. Journ. micr. sc. XX. 1880. Ph. Bertkau. Ueber den Generationsapparat der Araneiden. Arch. f. Naturgesch. XLI. 1875. Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. XXIV. 1885. W. Schimkewitsch, Étude sur l'anatomie de l'Epeire. Ann. des scienc. nat. 6. Sér. XVII. 1884. Étude sur le développement des Araignées. Arch. de Biol. VI. 1887. C. Apstein, Bau und Funktion der Spinndrüsen der Araneida. Arch. f. Naturgesch. LV. 1889. E. Simon, Histoire naturelle des Araignées. 2. éd. 2 Bde. Paris 1892—1903. K. Kishinouye, On the development of Araneina. Journ. Coll. Scienc. Univ. Tokio. IV. 1891. W. Wagner, L'industrie des Araneina. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. XLII. 1894. M. Causard, Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides. Bull. sc. France Belg. XXIX. 1896. W. Bösenberg, Die Spinnen Deutschlands. Zoologica XXXV. 1903. Th. Montgomery, Studies on the Habits of Spiders, particularly those of the Mating Period. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1903. On the Spinnerets, Cribellum, Colulus, Tracheae and Lung-Books of Araneads. Ebenda 1909. E. Widmann, Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XC. 1908. P. Wallstabe, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Araneinen. Zool. Jahrb. XXVI. 1908. W. F. Purcell, Development and origin of the respiratory organs in Araneae. Quart. Journ. micr. sc. 1909. The Phylogeny of the Tracheae in Araneae. Ibid. 1910. G. Kautzsch, Über die Entwicklung von Agelena labyrinthica. Zool. Jahrb. XXVIII, XXX. 1909, 1910. V. v. Engelhardt, Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Kopulationsorgane einiger Spinnen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCVI. 1910. Vgl. außerdem die Abhandlungen von Balbiani, Locy, Aimé Schneider, Morin, Grenacher, Lamy, Herman, Dahl, Kulczyński, Mark, Haller, Hamburger, Petrunkewitsch, Pocock, Johansson u. a.

falls eine Drüse in sich bergenden Laden (sog. Unterkiefer) der mehrgliedrigen Maxillarpalpen. Nach unten wird die Mundöffnung von einer unpaaren Platte, die eine Unterlippe bildet, begrenzt. Die vier meist langen Beinpaare, deren Form und Größe übrigens nach der verschiedenen Lebensweise vielfach abändern, enden mit zwei kammartig gezähnten Krallen, zu denen häufig eine kleine Vorkralle (Trittklaue) und sog. Afterkrallen sowie verschieden gestaltete gezahnte Borsten, Spatelhaare etc. hinzukommen (Fig. 538). Nahe der Basis des Abdomens liegt die unpaare Geschlechtsöffnung, zu deren Seiten die beiden Spaltöffnungen der vorderen

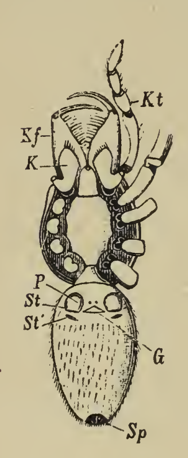


Fig. 535. *Dysdera erythrina.* Ventralansicht (aus règne animal). $^3/_1$

Kf Kieferfühler, *Kt* Kiefertaster, *K* Kieferlade, *P* Fächertracheen, *St* ihre Stigmen, *St'* hintere Stigmen, die in die Tracheen führen, *G* Genitalöffnung, *Sp* Spinnwarzen.

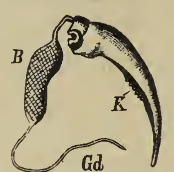


Fig. 536. Giftdrüse nebst Kieferfühlerklaue von *Avicularia (Mygale)* (aus règne animal).

K Klaue, *Gd* Giftdrüse, *B* Giftblase.

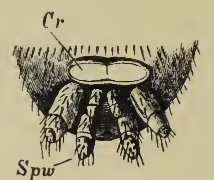


Fig. 537. Spinnorgan von *Amaurobius ferox* (nach O. Herman).

Cr Cribrellum, *Spw* Spinnwarzen.

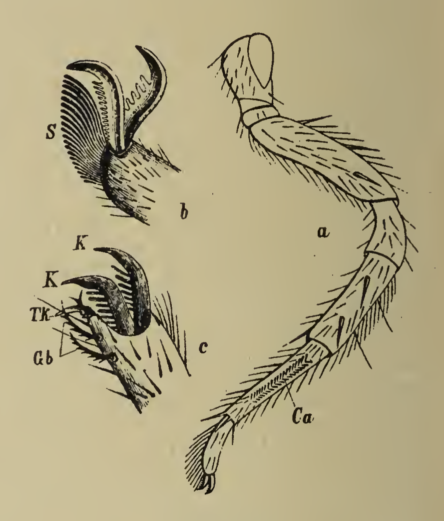


Fig. 538.

a Bein des vierten Paares von *Amaurobius ferox. Ca* Calamistrum. — *b* Fußende von *Philaeus chrysops* mit zwei Klauen und aus Spatelhaaren bestehendem Pinsel (*S*). — *c* Fußende von *Araneus (Epeira) diadematus. K* Webeklauen, *Tk* Trittklaue, *Gb* gezähnte Borsten (nach O. Herman).

Fächertracheen (Lungen). Hinter diesen Öffnungen findet sich ein zweites Stigmenpaar, welches bei den *Mesothelae, Mygalomorphae* und *Hypochilidae* ebenfalls in Fächertracheen führt (Fig. 541). Bei den übrigen Araneiden (fast alle *Arachnomorphae*) führt das zweite, ausgenommen die *Dysderidae, Oonopidae* und *Caponiidae* zu einer unpaaren, nach hinten gerückten Spalte vereinigte Stigmenpaar in Röhrentracheen. Nur bei den *Caponiidae* sind zwei Paar Röhrentracheen vorhanden. Der After liegt am Ende des Abdomens; vor demselben, bei *Liphistius* aber, ursprünglichem Verhalten entsprechend, auf der Mitte der Bauchseite (Fig. 549) finden sich die vier bis sechs, aus Extremitätenanlagen des 4. und 5. Abdominalsegmentes hervorgegangenen *Spinnwarzen.* Zwischen oder vor den vorderen Spinnwarzen liegt bei einigen *Arachnomorphen* ein eigentümliches, als *Cribrellum* bezeichnetes Feld mit feinem Härchenbesatz und Spinndrüsen, das den

medianen hinteren Spinnwarzen homodynam ist (Fig. 537). Zu demselben steht das sog. *Calamistrum* der Beine in Beziehung (Fig. 538 *a*). An Stelle des Cribrellums findet sich bei einigen Arachnomorphen (z. B. *Agelenidae*) ein homologer, aber der Spinndrüsen entbehrender Höcker, der sog. *Colulus*. Die Spinndrüsen (Fig. 539) sind von verschiedener Form; sie münden durch feine Poren an der Oberfläche der Spinnwarzen und sezernieren einen klebrigen Stoff, der an der Luft zu einem Faden erhärtet und unter Beihilfe der Fußkrallen zu dem bekannten Gespinnste verwebt wird.

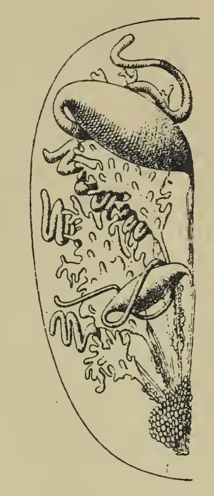


Fig. 539. Spinndrüsen der einen Seite von *Araneus (Epeira) diadematus* (nach Apstein).

An dem Nervensystem (Fig. 540, 541) unterscheidet man außer dem die Augennerven abgebenden Gehirne eine gemeinsame, gewöhnlich sternförmige Brustganglienmasse, hinter der bei den *Mesothelae* und *Mygalomorphae* noch ein Ganglion folgt. Auch wurden Eingeweidenerven am Nahrungskanal nachgewiesen. In der Regel finden sich hinter dem Stirnrande acht, seltener sechs Augen, die in zwei Bogenreihen oder mehr im Quadrat auf der oberen Fläche des Kopfabschnittes in für die einzelnen Gattungen charakteristischer Weise verteilt sind (Fig. 542). Es sind zweischichtige Napfaugen, ausgenommen die vorderen Mittelaugen (Hauptaugen), die sich als inverse Blasenaugen (Fig. 118) erweisen. Selten *(Stalita)* fehlen Augen.

Der Verdauungskanal (Fig. 540, 543) beginnt zwischen Unterlippe und Oberlippe mit einem langen aufsteigenden Atrium. Auf dieses folgt der als Pharynx zu unterscheidende, durch Dilatatoren erweiterungsfähige Vorderabschnitt der Speiseröhre. Diese erweitert sich hinter dem Gehirne vor dem Übergang in den Mitteldarm zu einem Saugmagen, an welchem sich dorsale, vom Rücken des Cephalothorax absteigende und ventrale, an eine innere Skeletplatte, den Endosternit, tretende Muskeln anheften. Der Mitteldarm zerfällt in einen vorderen, im Kopf-

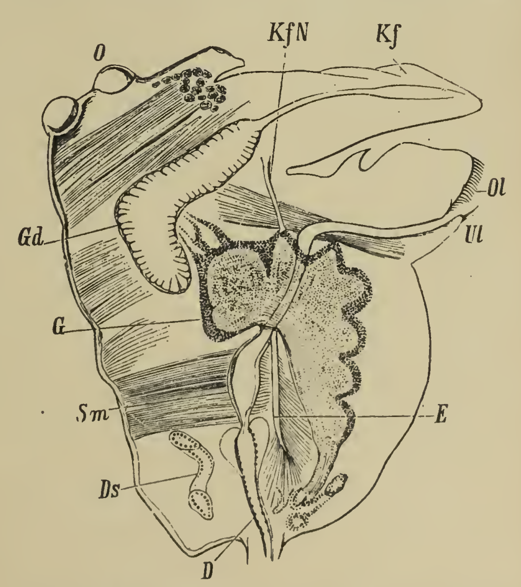


Fig. 540. Durchschnittsbild des Cephalothorax einer jungen *Tegenaria*.

Gd Giftdrüse, *G* Gehirn, *Sm* Saugmagen, *D* Darm, *Ds* Darmschläuche, *E* Endosternit, ventral die Brustganglienmasse, *Kf* Chelicere, *KfN* Chelicerennerv, *O* Augen, *Ol* Oberlippe, *Ul* Unterlippe.

bruststück gelegenen Abschnitt mit einem vorderen und zwei bis vier Paaren seitlicher Blindschläuche und in einen engeren abdominalen Dünndarm, in welchen die Ausführungsgänge der verästelten Leberschläuche ihr Sekret ergießen. Der hintere Abschnitt des Mitteldarmes nimmt zwei verästelte Harnkanäle auf und erweitert sich vor dem kurzen Enddarm zur Kloakalblase, einem Reservoir für die Exkretionsprodukte. Auch Coxaldrüsen finden sich vor (Fig. 544).

K Bg F P St P' St' Ov Sw

Fig. 541. *Avicularia (Mygale)* von der Bauchseite, ein Teil der Haut zur Seite gelegt (aus règne animal).

K Kieferfühler, *Bg* Brustganglienmasse, *P*, *P'* Fächertracheen, *F* Blättchen derselben, *St*, *St'* Stigmen, *Ov* Ovarium, *Sw* Spinnwarzen.

Die Kreislaufsorgane bestehen aus dem im Abdomen gelegenen Herzen, das drei oder vier Paare Ostien besitzt. Von ihm geht eine sich im Cephalothorax alsbald in zwei Stämme teilende, sich weiter verzweigende vordere sowie eine kurze hintere Aorta aus (Fig. 545), außerdem entsendet das Herz mehrere seitliche Arterienpaare.

a b c d

Fig. 542. Augenstellung verschiedener Spinnen (nach Lebert).

a Araneus (Epeira), b Tegenaria, c Dolomedes, d Salticus.

Die Ovarien (Fig. 541) sind zwei traubige, von der Leber umhüllte Drüsen, deren kurze Eileiter sich zu einer gemeinsamen, meist mit zwei länglichen Samenbehältern verbundenen Scheide vereinigen und auf der Bauchfläche an der Basis des Hinterleibes ausmünden. Bei vielen Formen führt vom Receptaculum ein besonderer Befruchtungskanal zum gemeinsamen Oviduktende. Häufig besitzen die Receptacula gesonderte Ausmündungen. Die Hoden sind schlauchförmig und ihre Ausführungsgänge lange, gewundene Kanäle mit gemeinsamem Endgang, dessen Öffnung ebenfalls an der Basis des Abdomens liegt (Fig. 546).

Die Männchen unterscheiden sich durch den geringeren Umfang ihres Hinterleibes, zuweilen durch auffallende Kleinheit *(Nephila)* von den durchwegs oviparen Weibchen, welche ihre abgelegten Eier häufig in besonderen Gespinnsten mit sich herumtragen *(Theridium, Dolomedes).* Ferner ist der Maxillartaster des Männchens als Kopulationsorgan umgestaltet, indem das verdickte und ausgehöhlte Endglied löffelförmig und mit einem blasenförmigen Kopulationsanhang nebst spiralig gebogenem Faden, bezw. verschieden gestaltetem, kompliziertem Zangenapparat besetzt erscheint

(Fig. 547). Vor der Begattung füllt das Männchen den Anhang mit Sperma und führt den Endfaden im Momente der Begattung an die weibliche Geschlechtsöffnung. Zuweilen leben beide Geschlechter friedlich nebeneinander auf benachbarten Gespinnsten oder selbst eine Zeitlang auf demselben Gewebe; in anderen Fällen stellt das stärkere Weibchen dem Männchen wie jedem anderen schwächeren Tiere nach und schont dasselbe nicht einmal während oder nach der Begattung, zu der sich das Männchen mit größter Vorsicht naht.

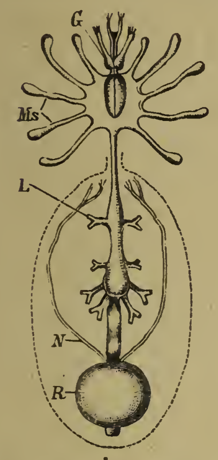


Fig. 543. Darmkanal von *Avicularia (Mygale)* (aus règne animal).

G Gehirn, *Ms* Magenschläuche, *L* Lebergänge, *N* Malpighische Gefäße, *R* Kloakalblase.

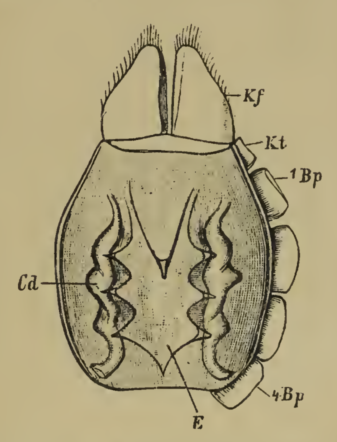


Fig. 544. Kopfbruststück einer *Avicularia (Mygale)* nach Wegnahme der Rückendecke.

E Endosternit, *Cd* Coxaldrüse, *Kf* Kieferfühler, *Kt* Kiefertaster, *1 Bp*, *4 Bp* 1. und 4. Beinpaar.

Die Embryonen der Spinnen besitzen ein 8—9 gliedriges Abdomen und an den vorderen Abdominalsegmenten auch Anlagen zu Abdominalfüßen, von denen sich die des 4. und 5. Abdominalsegmentes zu den Spinnwarzen umgestalten (Fig. 548). Die aus den Eiern ausgeschlüpften Jungen haben bereits die Gestalt der Eltern. Indessen sind dieselben vor ihrer ersten Häutung noch nicht imstande, Fäden zu spinnen und auf Raub auszugehen. Erst nach der Häutung werden sie zu diesem Geschäfte tauglich, verlassen das Gespinnst der Eihüllen und beginnen Fäden zu ziehen und zu schießen sowie auf kleine Insekten Jagd zu machen. Die im Herbste massenhaft auftretenden, unter dem Namen „alter Weibersommer" bekannten Gespinnste sind das Werk junger Spinnen, welche sich mittels derselben in die Luft erheben und an geschützte Orte zur Überwinterung getragen werden.

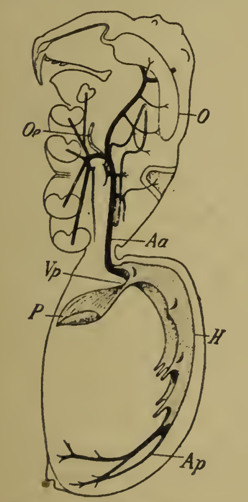


Fig. 545. Kreislaufsorgane von *Lycosa carolinensis* (nach Petrunkewitsch).

Aa vordere, *Ap* hintere Aorta, *H* Herz, *O* Giftdrüse, *Oe* Oesophagus, *P* Lunge, *Vp* sog. Vena pulmonalis.

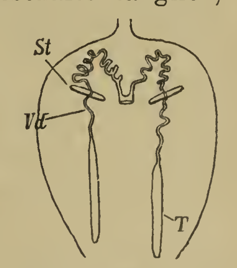


Fig. 546. Männliche Geschlechtsorgane von *Tegenaria domestica* mit den Umrissen des Hinterleibes (nach Bertkau).

St Stigma, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens.

Die Spinnen nähren sich vom Raube anderer Tiere, insbesondere

Insekten, und saugen deren Säfte ein. Die Art und Weise, wie sie sich in Besitz der Beute setzen, ist höchst verschieden und oft auf hoch entwickelte Kunsttriebe gestützt. Die sog. vagabundierenden Spinnen bauen überhaupt keine Fangnetze und verwenden das Sekret der Spinndrüsen nur zur Überkleidung ihrer Schlupfwinkel und zur Verfertigung von Eiersäckchen; sie überfallen die Beute im Laufe oder selbst im Sprunge. Die sog. sedentären Spinnen besitzen zwar auch die Fähigkeit der raschen und freien Ortsbewegung, verfertigen aber zum Beuteerwerbe Gespinnste und Netze, auf denen sie selbst mit großer Geschicklichkeit hin- und herlaufen, während sich fremde Tiere, namentlich Insekten, sehr leicht in denselben verstricken. Die Gewebe selbst sind äußerst mannigfach und mit größerer oder geringerer Kunstfertigkeit angelegt, entweder zart und dünn aus unregelmäßig gezogenen Fäden gebildet, oder von filziger Beschaffenheit und horizontal ausgebreitet, oder sie stellen vertikale radförmige Netze dar, die in bewunderungswürdiger Regelmäßigkeit aus konzentrischen und radiären, im Mittelpunkte zusammenlaufenden Fäden verwoben sind. Sehr häufig finden sich in der Nähe der Gewebe und Netze röhrenartige oder trichterförmige Verstecke zum Aufenthalte der Spinne angelegt. Die meisten Spinnen gehen zur Dämmerung oder zur Nachtzeit auf Beute aus. Indessen gibt es auch zahlreiche vagabundierende Spinnen, die am hellen Tage jagen.



Fig. 547. Endteil des Kiefertasters des *Segestria*-Männchens mit dem Spermatophorenbehälter (nach Bertkau).

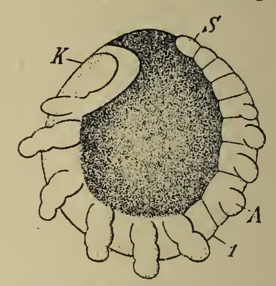


Fig. 548. Embryo von *Agelena labyrinthica* (nach Wallstabe).

1 erstes Abdominalsegment, *A* Anlagen von Abdominalfüßen, *K* Kopflappen, *S* Endsegment.

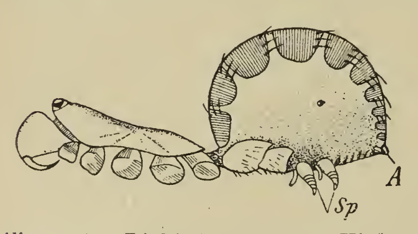


Fig. 549. *Liphistius desultor*, Kiefertaster und Füße abgeschnitten (nach Ray Lankester). Etwas vergr.

A Analöffnung, *Sp* Spinnwarzen.

1. Unterordnung. *Mesothelae.* Abdomen mit Gliederung. Die Spinnwarzen in Vierzahl mit je zwei Ästen liegen auf der Mitte des Abdomens vom After entfernt. Mit zwei Paar Fächertracheen. Sind ursprüngliche Formen.

Fam. *Liphistiidae.* Mit den Charakteren der Unterordnung. *Liphistius desultor* Schdte. Sumatra, Pinang (Fig. 549).

2. Unterordnung. *Mygalomorphae.* Abdomen ungegliedert. Mit vier Fächertracheen und in der Regel mit vier hinten, vor dem After gelegenen Spinnwarzen (Fig. 541). Cheliceren nach vorn gerichtet.

Fam. *Aviculariidae (Mygalidae).* Meist große, dichtbehaarte Spinnen mit vier Spinnwarzen, von denen zwei sehr klein sind (Fig. 541). Bauen keine wahren Gewebe, sondern verfertigen lange Röhren im Erdboden oder tapezieren sich ihre Schlupfwinkel in Baumritzen und Erdlöchern mit einem dichten Gespinnste aus und lauern teils an dem Eingange derselben auf Beute, teils suchen sie diese im Freien springend zu erhaschen. *Avicularia (Mygale) avicularia* L., Vogelspinne, bis 5 *cm* lang. Lebt in einem röhrenförmigen Gespinnst zwischen Steinen und in Löchern von Baumrinde. Südamerika. *Selenocosmia javanensis* Walck. Java. *Cteniza sauvagei* Rossi, Tapezierspinne, Korsika, lebt in röhrenartigen Erdlöchern, deren Eingang mit einem Deckel wie mit einer Art Falltür geschlossen wird. *Nemesia caementaria* Latr. Südwesteuropa.

Fam. *Atypidae.* Mit sechs Spinnwarzen. *Atypus piceus* Sulz. Europa.

3. Unterordnung. *Arachnomorphae.* Abdomen ungegliedert. In der Regel zwei Fächertracheen und zwei Röhrentracheen, selten mit zwei Paar Fächertracheen oder zwei Paar Röhrentracheen. Mit sechs hinten vor dem After gelegenen Spinnwarzen. Cheliceren nach unten gerichtet.

Fam. *Hypochilidae.* Mit vier Fächertracheen. *Hypochilus thorelli* Marx, Nordamerika.

Fam. *Eresidae.* Körper gedrungen. Mit Cribrellum und Calamistrum. *Eresus niger* Petag. (*cinnaberinus* Ol.), Süd- und Mitteleuropa. Verwandt *Amaurobius fenestralis* Stroem. Nord- und Mitteleuropa. *A. ferox* C. L. Koch. Hier schließt sich an *Filistata* Latr.

Fam. *Dysderidae.* Mit sechs Augen und vier Stigmen. *Dysdera erythrina* Latr. (Fig. 535). *Segestria senoculata* L. Europa. *Stalita taenaria* Schdte. Blind. In Höhlen Krains.

Hier schließt sich die Fam. *Oonopidae* an.

Fam. *Caponiidae.* Mit vier Röhrentracheen. Spinnwarzen in zwei Querreihen angeordnet. *Caponia natalensis* Cambr. Südafrika.

Fam. *Pholcidae.* Cheliceren schwach, Beine sehr lang und dünn. *Pholcus opilionoides* Schr. *Ph. phalangioides* Füssl. Mitteleuropa.

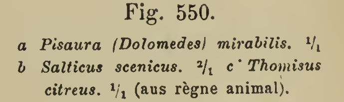


Fig. 550.
a Pisaura (Dolomedes) mirabilis. 1/1 *b Salticus scenicus.* 2/1 *c Thomisus citreus.* 1/1 (aus règne animal).

Fam. *Theridiidae.* Beine fast stets dünn. Bauen unregelmäßige Gewebe mit in allen Richtungen sich kreuzenden Fäden und halten sich auf dem Gewebe selbst auf. *Theridium lineatum* Clerck, Nord- und Mitteleuropa. *Steatoda bipunctata* L. Fettspinne. *Latrodectus tredecimguttatus* Rossi. Des Bisses wegen gefürchtet. Trop. u. Subtrop. Kosmopolit.

Fam. *Argiopidae.* Zeigen im höchsten Grade die Charaktere sedentärer Spinnen ausgebildet, so auch in den gleichlangen Spinnwarzen, welche in einer engen Gruppe zusammengeschlossen liegen. Bauen ein horizontales deckenartiges oder senkrecht schwebendes radförmiges Gewebe. *Linyphia triangularis* Clerck, *Tetragnatha extensa* L. Nord- und Mitteleuropa. *Nephila maculata* Fabr. Trop. Asien, Malai. Ins. *N. madagascariensis* Vins. Madagaskar. Beides Seidenspinnen, deren Fäden als Spinnenseide verwendet werden. Männchen sehr klein. *Argiope lobata* Pall. Südeuropa. *Meta segmentata* Clerck, *Araneus (Epeira) diadematus* Clerck, Kreuzspinne. Europa.

Fam. *Thomisidae.* Krabbenspinnen. Die beiden vorderen Beinpaare länger als die nachfolgenden (Fig. 550 *c*). Spinnen nur vereinzelte Fäden und jagen unter Blättern nach Insekten. Laufen auch rasch seitlich und rückwärts. *Thomisus albus* Gm., *Philodromus aureolus* Clerck, Europa.

Fam. *Clubionidae.* Mit zwei Tarsalkrallen. Cheliceren stark. Die beiden unteren Spinnwarzen untereinander verbunden. *Micrommata virescens* Clerck. Europa. *Clubiona pallidula* Clerck (*holosericea* Walck.). Europa. Spinnt ein durchsichtiges, anhaftendes Gewebe an gerollten Blättern. *Myrmecium* Latr. Ameisenähnlich. Südamerika.

Fam. *Agelenidae.* Tarsalkrallen in Dreizahl, gezähnt. Spinnen ein mehr oder minder ausgedehntes horizontales, feines und dichtes Gewebe. *Argyroneta aquatica* Clerck, Wasserspinne. Spinnt ein glockenförmiges wasserdichtes Gewebe, welches einer Taucherglocke vergleichbar, mit Luft gefüllt ist und an Wasserpflanzen angeheftet wird. *Agelena labyrinthica* Clerck, *Tegenaria domestica* Clerck, Winkelspinne. Nord- und Mitteleuropa. Hier schließen sich an *Dolomedes fimbriatus* Clerck, *Pisaura (Ocyale) mirabilis* Clerck. (Fig. 550 *a*) Europa.

Fam. *Lycosidae,* Wolfsspinnen. Mit länglich ovalem, nach vorne verschmälertem, aber stark gewölbtem Kopfbruststück und acht, meist in drei Querreihen angeordneten Augen. Sie laufen mit ihren langen, starken Beinen frei umher, erjagen ihre Beute und sind tagsüber meist unter Steinen in austapezierten Schlupfwinkeln verborgen. Die Weibchen sitzen häufig auf ihrem Eiersacke oder tragen denselben mit sich am Hinterleibe herum und beschützen meist die Jungen noch eine Zeitlang nach dem Ausschlüpfen. *Lycosa tarentula* Rossi, Tarantelspinne, in Spanien und Italien, lebt in Höhlen unter der Erde. *L. amentata* Clerck. Mitteleuropa. *L. radiata* Latr. Südeuropa.

Fam. *Salticidae (Attidae),* Springspinnen. Mit großem, gewölbtem Kopfbruststück und acht ungleich großen, fast im Quadrat gruppierten Augen (Fig. 542 *d*). Die vorderen Beine mit dicken Schenkelgliedern dienen wie die nachfolgenden zum Sprunge, mit dem sie frei umherirrend ihre Beute erhaschen. Bauen keine Netze, wohl aber feine, sackförmige Gespinnste, in denen sie sich nachts aufhalten und später ihre Eiersäckchen bewachen. *Salticus scenicus* Clerck (Fig. 550 *b*), *Myrmarachne formicaria* Geer, Europa. *Sitticus (Attus) pubescens* Fabr., *Philaeus chrysops* Poda, Mitteleuropa.

4. Ordnung. **Solifugae, Walzenspinnen.**[1])

Arachnoideen mit zwei freien, vom Cephalothorax abgegliederten Thorakalsegmenten und elfgliedrigem sitzenden Abdomen, mit scheerenförmigen Kieferfühlern und beinartigen Kiefertastern, durch Tracheen atmend.

An dem reich behaarten Körper der Solifugen (Fig. 551) ist der Cephalothorax kurz und trägt bloß vier Gliedmaßenpaare, während die zwei hinteren Thorakalsegmente mit je einem Extremitätenpaar frei bleiben. Das Abdomen weist elf Segmente auf, von denen das zweite, das Genitalsegment, das größte ist. Die mächtigen Cheliceren sind vertikal gestellte Scheeren, die

[1]) M. Kittary, Anatomische Untersuchung der gemeinen (Galeodes araneoides) und der furchtlosen (G. intrepida) Solpuga. Bull. Soc. Natur. Moskau. XXI. 1848. L. Dufour, Anatomie, physiologie et histoire naturelle des Galéodes. Mém. prés. à l'Acad. Paris. XVII. 1862. H. M. Bernard, The comparative Morphology of the Galeodidae. Transact. Linn. Soc. London 1896. K. Kraepelin, Palpigradi und Solifugae. Thierr. 12. Lfg. Berlin 1901. R. Heymons, Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen. Abh. Akad. Berlin 1902. Über die Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Solifugen. Compte-Rendu Congr. intern. Zool. 1904. H. Rühlemann, Über die Fächerorgane, sog. Malleoli oder Raquettes coxales, des vierten Beinpaares der Solpugiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCI. 1908. W. Sörensen, Recherches sur l'anatomie, extérieure et intérieure, des Solifuges. Oversigt Vidensk. Selsk. Forh. Kopenhagen 1914. Vgl. überdies die Schriften von Croneberg, Hansen, Birula u. a.

beinartigen Maxillarpalpen enden mit einem fächerförmigen Haftorgan. Das erste Beinpaar endigt abgerundet mit Borsten oder trägt winzige Krallen, während die drei hinteren Thoraxbeine mächtige Krallen besitzen. An den Grundgliedern des 4. Beines finden sich eigentümliche hammerförmige Plättchen (Malleoli), die reich an Sinnesnervenendigungen sind; sie sind beim Männchen größer. Die Walzenspinnen besitzen zwei große vorstehende Augen und atmen durch Tracheen, welche an den dem Genitalsegment folgenden drei Abdominalsegmenten ausmünden. Dazu kommt ein Stigmenpaar am Cephalothorax hinter dem 2. Fußpaare. Das Männchen ist durch den Besitz eines Flagellums an den Cheliceren ausgezeichnet. Die Entwicklung ist direkt; der Embryo besitzt am zweiten bis letzten Abdominalsegment Extremitätenanlagen. Die Walzenspinnen leben in sandigen warmen Gegenden als nächtliche Tiere und sind ihres Bisses halber gefürchtet; doch wurde eine Giftdrüse nicht gefunden.



Fig. 551.
Galeodes arabs (aus règne animal). ²/₅

Fam. *Galeodidae.* Die Stigmen der beiden ersten abdominalen Paare von einer feingezähnelten Platte überdeckt. Krallen der Beine behaart. *Galeodes araneoides* Pall. Südrußland, Kleinasien, Persien, Turkestan. *G. graecus* C. L. Koch. Griechenland, Kleinasien. *G. arabs* C. L. Koch. Arabien, Kleinasien, Afrika (Fig. 551).

Fam. *Solpugidae.* Die Stigmen der beiden ersten abdominalen Paare nicht von gezähnelten Platten geschützt. Endkrallen der Beine kahl. *Solpuga flavescens* C. L. Koch. Nordafrika. *Rhagodes melanus* Ol. Algier, Ägypten.

5. Ordnung. **Pseudoscorpionidea (Chelonethi), Afterskorpione.**[1])

Arachnoideen von geringer Größe mit breitem, 11 gliedrigem Abdomen. Cephalothorax zuweilen mit zwei Querfurchen. Cheliceren und Maxillarpalpen scheerenförmig. Mit Spinndrüsen, durch Tracheen atmend.

---

[1]) A. Menge, Ueber die Scheerenspinnen. Neueste Schrift. Naturf. Ges. Danzig 1855. L. Koch, Uebersichtliche Darstellung der europäischen Chernetiden. Nürnberg 1873. E. Simon, Les Arachnides de France. T. VII. Paris 1879. J. Barrois, Mémoire sur le développement des Chelifer. Revue Suisse Zool. III. 1896. J. Schtschelkanowzew, Beiträge zur Anatomie der Pseudoskorpione (russ.). Gel. Schrift. Univ. Moskau 1903. Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Festschr. R. Hertwig. II. 1910. C. J. With, Chelonethi. Danish Exp. to Siam. Vidensk. Selsk. Skrifter. Kopenhagen 1907. Vgl. überdies die Arbeiten von Metschnikoff, Croneberg, Hansen, Balzan u. a.

In ihrer äußeren Erscheinung erinnern die Afterskorpione (Fig. 552) an die Skorpione. Der Cephalothorax ist zuweilen durch zwei Querfurchen in drei Abschnitte geteilt, das 11 gliedrige Abdomen breit und platt. Eine Giftdrüse ist nicht vorhanden. Alle besitzen Spinndrüsen, die an den Cheliceren ausmünden. Augen finden sich zwei oder vier vor, können aber auch fehlen. Die Atmung erfolgt durch Tracheen, welche in zwei Paaren von Stigmen am Hinterrande des Genitalsegmentes und des folgenden Abdominalsegmentes münden. Die frühzeitig die Eihüllen verlassenden Larven besitzen ein provisorisches Saugorgan. Die Afterskorpione halten sich unter Baumrinde, Moos, zwischen den Blättern alter Folianten etc. auf, laufen schnell seitlich und rückwärts und ernähren sich von Milben und kleinen Insekten.

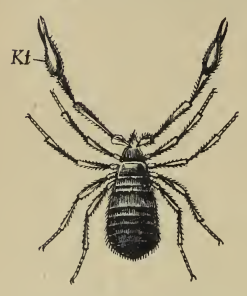


Fig. 552. *Garypus (Chelifer) bravaisi* (aus règne animal). ca. 4/1 *Kt* Maxillarpalpen.

Fam. *Chernetidae.* Mit den Charakteren der Gruppe. *Chelifer cancroides* L. Bücherskorpion. In alten Folianten, häufig. *Ch. (Chernes) cimicoides* Fabr. Augenlos. *Chiridium museorum* Leach. In Europa weit verbreitet. *Garypus bravaisi* Gerv. Oran (Fig. 552). *Obisium muscorum* Leach. In Wäldern. *O. spelaeum* Schdte. Augenlos. In Höhlen Krains. *Chthonius tetrachelatus* Preyssl. (*trombidioides* Latr.). Unter Steinen in Wäldern, Europa.

6. Ordnung. **Opilionidea, Afterspinnen.**[1])

Arachnoideen mit gegliedertem, dem Kopfbruststück breit angefügtem Abdomen, mit scheerenförmigen Kieferfühlern und beinförmigen Maxillarpalpen, mit vier oft langen, dünnen Beinpaaren, durch Tracheen atmend.

Der Cephalothorax der Afterspinnen (Fig. 553) trägt scheerenförmige Kieferfühler, beinartige, mit Klauen bewaffnete Maxillarpalpen sowie vier Paare oft langer, dünner Beine. Die Coxen der vorderen Füße besitzen Kauladen. Das kurze, breite Abdomen ist (zuweilen undeutlich) gegliedert; seine vorderen Segmente können bis auf die letzten mit dem Cephalothorax verwachsen. Vorne am Seitenrande des letzteren mündet jederseits ein

---

[1]) A. Tulk, Upon the anatomy of Phalangium opilio. Ann. of nat. hist. XII. 1843. A. Menge, Über die Lebensweise der Afterspinnen. Danzig 1850. G. Joseph, Cyphophthalmus duricorius. Berl. Entom. Zeitschr. XII. 1868. J. C. C. Loman, Vergleichend-anatom. Untersuchungen an chilenischen und anderen Opilioniden. Zool. Jahrb. Suppl. VI. 1905. H. Henking, Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLV. 1887. F. Purcell, Ueber den Bau des Phalangidenauges. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVIII. 1894. V. Faussek, Studien über die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Afterspinnen (Phalangiidae) (russ.). Arb. Petersb. Naturf. Ges. XXII. 1891. H. J. Hansen and W. Sörensen, On two orders of Arachnida, Opiliones, especially the suborder Cyphophthalmi, and Ricinulei etc. Cambridge 1904. C. F. Roewer, Revision der Opiliones Plagiostethi (O. Palpatores). Abh. Naturw. Ver. Hamburg. XIX, XX. 1910, 1912. Die Familie der Gonyleptiden etc. Arch. f. Naturg. 1913. Ferner die Schriften von Treviranus, Thorell, Simon, Krohn, de Graaf, Rössler, Thon, Schwangart u. a.

Drüsensack (Stinkdrüse). Das Nervensystem gliedert sich in Gehirn und Brustknoten. Von Sinnesorganen finden sich zwei Augen, in der Regel auf einer kleinen Erhebung in der Mittellinie des Cephalothorax. Die Atmungsorgane münden mittels eines einzigen Stigmenpaares (Fig. 554) unter den Hüften des letzten Beinpaares und sind Röhrentracheen. Akzessorische Stigmen finden sich an den Füßen bei *Phalangiiden.* Das Herz ist ein mit zwei Spaltenpaaren versehenes Rückengefäß. Die Speiseröhre besitzt keinen Saugmagen. Der Mitteldarm bildet große Blindsäcke. Malpighische Gefäße fehlen. Eine mächtige Coxaldrüse mit Nebensack mündet am Hüftgliede des dritten Beinpaares (Fig. 554). Sowohl die männliche als die weibliche Geschlechtsöffnung liegt zwischen dem hinteren Beinpaare, im ersteren Falle kann aus ihr ein rohrartiges Begattungsorgan, im letzteren eine häufig langgestreckte Legeröhre (Ovipositor) hervorgestreckt werden (Fig. 555). Das Ovarium ist ringförmig und besitzt einen engen, in seinem Verlaufe zu einer bauchigen Auftreibung, dem Uterus, erweiterten Ovidukt. Der Hoden ist gleichfalls unpaar. Seine zwei Vasa deferentia vereinigen sich zu einem gemeinsamen Endgang. Dazu kommt in beiden Geschlechtern ein Drüsenpaar nicht weit von der Genitalöffnung. Zu bemerken ist die Erzeugung von Eiern neben dem Sperma im Hoden bei fast allen Männchen. Bei der Begattung dringt das rohrförmige Begattungsorgan des Männchens in die Legeröhre des Weibchens. Die Eier werden mittels der Legeröhre in feuchte Erde abgelegt und überdauern hier die Zeit des Winters bis zum Frühjahr, in welchem die Jungen ausschlüpfen. Die Afterspinnen halten sich am Tage meist in Verstecken auf und gehen zur Nachtzeit auf Nahrung aus, die aus pflanzlichen Stoffen und toten Insekten besteht. Besonders zahlreiche Arten und höchst bizarre Formen leben in Südamerika.



Fig. 553.
Phalangium opilio (cornutum) (aus règne animal). $^1/_1$

1. Unterordnung. *Cyphophthalmi.* Die Segmente mit Ausnahme des letzten dorsal und ventral zu einem Schilde vereinigt. Sternum ziemlich lang und sehr schmal. Maxillarpalpen fadenförmig. Beine kurz mit langer Klaue.

Fam. *Sironidae.* Körperform Chernetiden-ähnlich, Körper harthäutig. Augen am Seitenrande des Cephalothorax auf einem Kegelhöcker. *Siro (Cyphophthalmus) duricorius* Joseph. In Höhlen von Krain. *Parasiro corsicus* E. Sim. Korsika.

2. Unterordnung. *Palpatores.* Sternum kurz. Maxillarpalpen schlank, Füße stets nur mit einer Klaue bewaffnet.

Fam. *Trogulidae.* Körper zeckenähnlich, harthäutig, mit langgestrecktem Abdomen. Vorderende des Cephalothorax in eine die Mundteile deckende Kappe verlängert. Beine ziemlich kurz. *Trogulus tricarinatus* L. Südeuropa.

Fam. *Phalangiidae.* Körper meist weichhäutig. Beine lang und dünn. Tarsen vielgliedrig. *Phalangium opilio* L. (*cornutum* L.), gemeiner Weberknecht (Fig. 553). *Liobonum rotundum* Latr., *Lacinius (Acantholophus) hispidus* Hbst. Mitteleuropa. *Gagrella spinulosa* Thor. Birma. *Eugagrella variegata* Dol. Java. Hier schließt sich an *Nemastoma lugubre* Müll. Europa.

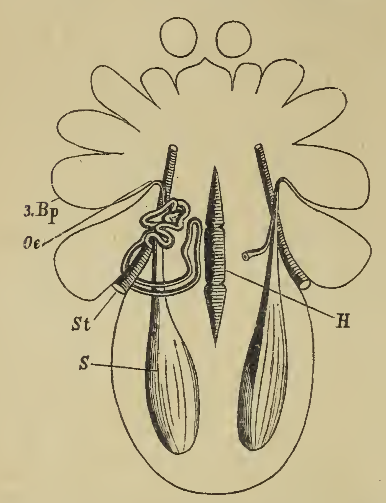


Fig. 554. Die Coxaldrüsen von *Eugagrella variegata* (nach Loman).

Oe ihre Ausmündung, *S* Nebensack, *St* Stigma, *H* Herz, *3. Bp* 3. Beinpaar.

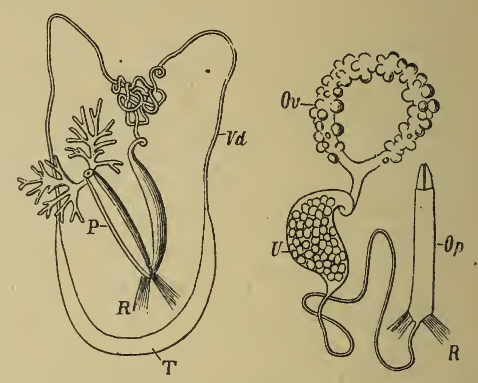


Fig. 555. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane von *Phalangium opilio* (nach Krohn).

P Penis mit Anhangsdrüsen, *R* Retractoren, *T* Hoden, *Vd* Vasa deferentia, *Ov* Ovarium, *Op* Ovipositor, *U* Uterus.

3. Unterordnung. *Laniatores.* Sternum lang und schmal. Maxillarpalpen stark. Die zwei ersten Fußpaare mit einer Klaue, die beiden hinteren mit zwei Klauen bewaffnet.

Fam. *Phalangodidae.* Körper birnförmig oder dreieckig, hinten am breitesten. *Scotolemon terricola* E. Sim. In Grotten oder unter Steinen. Mittel- und Norditalien, Algier. *Phalangodes armata* Tellk. Blind. In Höhlen. Nordamerika.

Fam. *Gonyleptidae.* Cephalothorax und Dorsalplatten der fünf ersten Abdominalsegmente zu einem Schilde vereinigt. Maxillarpalpen bedornt. Hinterbeine sehr groß, von den übrigen weit entfernt. *Gonyleptes horridus* Kirby. Brasilien.

7. Ordnung. **Ricinulei (Podogona).**[1]

Arachnoideen von plumpem Körper, Kopfbruststück am Vorderende mit beweglich abgesetzter Platte. Abdomen mit 4 sichtbaren Gliedern. Kieferfühler mit Scheeren, Kiefertaster fußartig mit schwacher Scheere.

Die *Ricinulei* bilden eine kleine Gruppe von Arachnoideen, die durch manche Eigentümlichkeiten ausgezeichnet sind. Sie wurden meistens

---

[1]) Außer Guérin-Méneville vgl. F. Karsch, Über Cryptostemma Guér. etc. Berlin. Entom. Zeitschr. XXXVII. 1892. T. Thorell, On an apparently new Arachnid belonging to the family Cryptostemmoidae Westw. Bihang Vetensk. Akad. Handl. Stockholm. XVII. 1892. H. J. Hansen and W. Sörensen, On two orders of Arachnida, Opiliones and Ricinulei. Cambridge 1904.

zu den Opilioniden gestellt, von Karsch als rezente Ausläufer der fossilen Arachnoideenordnung *Anthracomarti (Meridogastra)* aufgefaßt.

Der von einer dicken und harten Cuticula bedeckte plumpe Körper (Fig. 556) weist einen Cephalothorax auf, der eine mit seinem Vorderrande artikulierende Platte besitzt. An dem vom Cephalothorax mit kurzem Stiele beweglich abgesetzten Abdomen sind vier Segmente sichtbar; doch besteht es nach Hansen und Sörensen aus 9 Metameren, von denen jedoch die vorderen und hinteren reduziert sind. Die kurzen Kieferfühler sind scheerenförmig, die beinartigen Kiefertaster mit ihren Basalgliedern verschmolzen und am Ende gleichfalls mit einer nur schwachen Scheere ausgestattet. Von den vier Brustfußpaaren sind die Basalteile der vorderen unbeweglich mit dem Cephalothorax verbunden, die des 4. Beinpaares beweglich eingelenkt. Der zweite Brustfuß ist der längste, der erste der kürzeste. Alle Brustfüße enden mit zwei kleinen Krallen. Beim Männchen ist der Metatarsus des 3. Beinpaares verdickt und ausgehöhlt, die beiden ersten Tarsalglieder besitzen löffelförmige Platten, Bildungen, die jedenfalls einen Kopulationsapparat vorstellen (daher *Podogona*). Die Genitalöffnung liegt an der Basis des Abdomens. Die Tiere atmen durch ein Paar Tracheenbüschel, die durch ein Stigmenpaar am Hinterrande des Cephalothorax ausmünden. Augen fehlen.

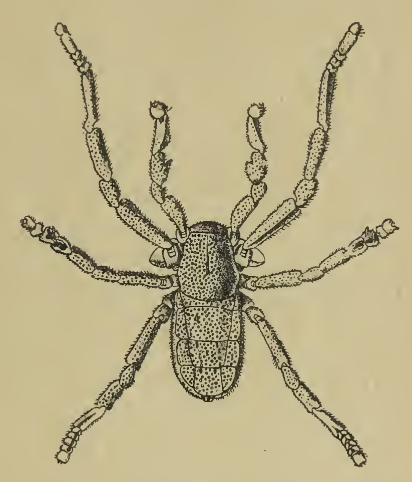


Fig. 556. *Cryptostemma sjöstedti*, Männchen (nach Hansen und Sörensen). ca. 3/1

Fam. *Cryptostemmatidae. Cryptostemma westermanni* Guér. Zentralafrika. *C. sjöstedti* H. J. Hans. et Sörensen. Westl. Zentralafrika. (Fig. 556.) *Cryptocellus foedus* Westw. Brasilien.

8. Ordnung. **Acarina, Milben.**[1])

Arachnoideen von gedrungener Körperform, mit ungegliedertem, mit dem Kopfbruststück verschmolzenem Abdomen, mit beißenden oder saugenden und stechenden Mundwerkzeugen, meist durch Tracheen atmend.

[1]) Außer O. Fr. Müller, Dugès, Nicolet vgl. O. Fürstenberg. Die Krätzmilben des Menschen und der Thiere. Leipzig 1861. Al. Pagenstecher. Beiträge zur Anatomie der Milben. I, II. Leipzig 1860, 1861. E. Claparède, Studien an Acariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XVIII. 1868. P. Mégnin. Les parasites et les maladies parasitaires. Paris 1880. H. Henking, Beiträge zur Anatomie. Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVII. 1882. W. Winkler. Das Herz der Acarinen etc. Arb. zool. Inst. Wien. VII. 1886. Anatomie der Gamasiden. Ebendas. VII. 1888. R. v. Schaub, Ueber die

Der Körper der durchgängig kleinen Acarinen besitzt eine gedrungene ungegliederte Gestalt. Cephalothorax und Abdomen sind zu einer einheitlichen Masse verschmolzen (Fig. 557). Äußerst wechselnd zeigt sich die Form der Mundwerkzeuge, die entweder zum Beißen oder

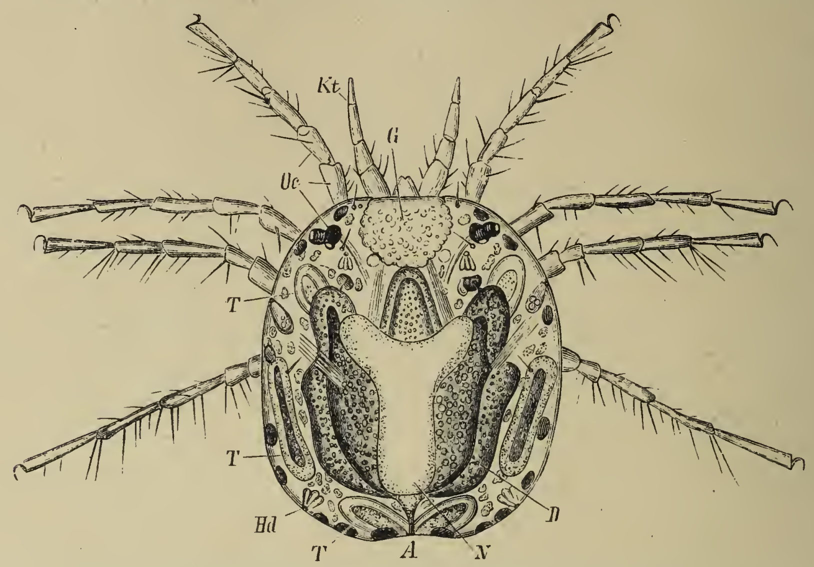
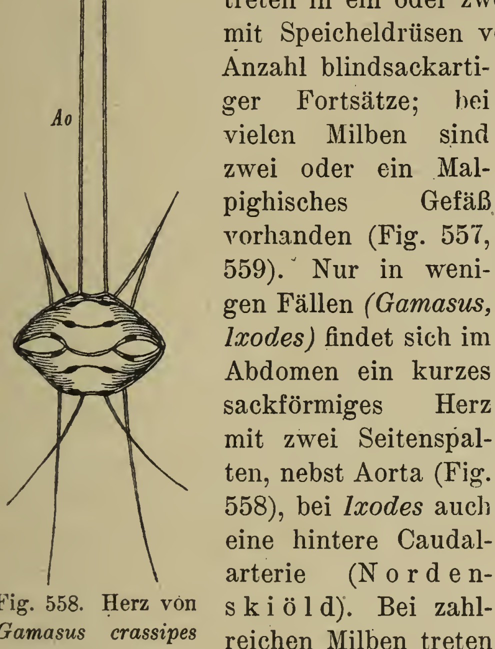


Fig. 557. Männchen von *Atax bonzi* (nach E. Claparède). $^{70}/_{1}$
Kt Kiefertaster, *D* Darm, *G* Gehirn, *N* Harnorgan (Y-förmige Drüse), *A* After, *Hd* Hautdrüsen; *Oc* Auge, *T* Hoden.

zum Stechen und Saugen dienen können. Die Kieferfühler sind demgemäß bald vorstehende Klauen- oder Scheerenkiefer, bald einziehbare Stilette. Im letzteren Falle bilden die klauenförmigen oder scheerenförmigen Maxillarpalpen mit ihrer Basis eine als Saugrüssel dienende Scheide (Fig. 562). Die vier (selten bloß zwei) Beinpaare gestalten sich nicht

Anatomie von Hydrodroma. Sitzgsber. Akad. Wien. 1888. J. Wagner, Die Embryonalentwicklung von Ixodes calcaratus (russ.). Arb. Zool. Lab. Univ. Petersburg. 1894. A. Nalepa, Die Anatomie der Tyroglyphen. Sitzgsber. Akad. Wien. 1884, 1885. Die Anatomie der Phytopten. Ebenda. 1887. Eriophyidae. Thierr. 4. Lfg. 1898. Eriophyiden. Zool. CXI. 1910. A. D. Michael, Oribatidae. Thierr. 3. Lfg. 1898. British Tyroglyphidae. 2. Bde. London 1901—1903. R. Piersig, Deutschlands Hydrachniden. Zoologica. XXII. 1897—1900. R. Piersig u. H. Lohmann, Hydrachnidae und Halacaridae. Thierr. 13. Lfg. 1901. G. Canestrini u. P. Kramer, Demodicidae und Sarcoptidae. Ebenda. 7. Lfg. 1899. L. G. Neumann, Ixodidae. Ebenda. 26. Lfg. 1911. G. Canestrini, Prospetto dell' Acarofauna Italiana. Atti Soc. Veneto-Trent. 1885—1899. S. Thor, Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. Ann. sc. nat. 1904. A. Bonnet, Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés. Ann. Univ. Lyon 1907. E. Nordenskiöld, Zur Anatomie und Histologie von Ixodes reduvius. Zool. Jahrb. 3 Tle. 1908—1911. G. Nuttall, C. Warburton, W. Cooper and L. Robinson, Ticks. Monograph of the Ixodoidea. Cambridge 1908—1911. E. Reuter, Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden etc. Acta Soc. Scient. Fenn. XXXVI. 1909. Vgl. außerdem die Arbeiten von Berlese, G. Haller, Croneberg, Thon, Trouessart, Oudemans, Christophers u. a.

minder verschieden, indem sie zum Kriechen, Anklammern, Laufen oder Schwimmen dienen können. Sie endigen meist mit zwei Klauen, zuweilen bei parasitischer Lebensweise mit gestielten Haftscheiben. Bei vielen Formen finden sich Hautdrüsen vor.



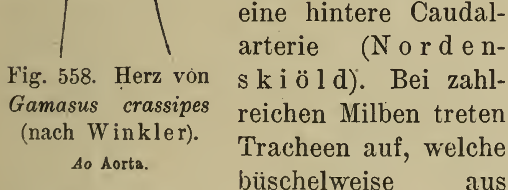


Fig. 558. Herz von *Gamasus crassipes* (nach Winkler).
Ao Aorta.

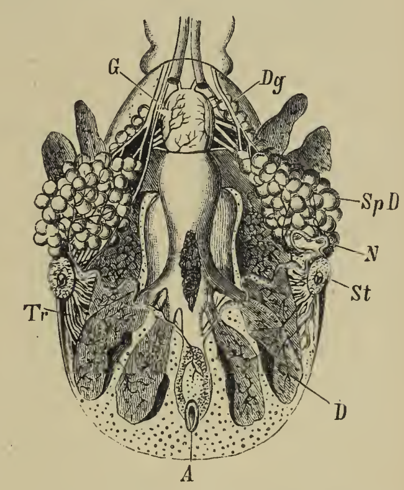


Fig. 559. Anatomie von *Ixodes ricinus* (nach A. Pagenstecher).
G Gehirn, *Sp D* Speicheldrüsen, *Dg* Ausführungsgang derselben, *D* Blindschläuche des Darmes, *A* After, *N* Harnorgane, *St* Stigma, *Tr* Tracheenbüschel.

Das Nervensystem ist auf eine gemeinsame, Gehirn und Bauchmark vereinigende Ganglienmasse zusammengedrängt; auch ein unpaarer Eingeweidenerv ist beobachtet. Augen können fehlen oder treten in ein oder zwei Paaren auf. Der Darmkanal ist mit Speicheldrüsen versehen und bildet jederseits eine Anzahl blindsackartiger Fortsätze; bei vielen Milben sind zwei oder ein Malpighisches Gefäß vorhanden (Fig. 557, 559). Nur in wenigen Fällen *(Gamasus, Ixodes)* findet sich im Abdomen ein kurzes sackförmiges Herz mit zwei Seitenspalten, nebst Aorta (Fig. 558), bei *Ixodes* auch eine hintere Caudalarterie (Nordenskiöld). Bei zahlreichen Milben treten Tracheen auf, welche büschelweise aus einem in der Regel vor oder hinter dem letzten Beinpaare gelegenen Stigmenpaare entspringen; zuweilen finden sich Stigmen auch dorsal bei den Cheliceren. Die parasitischen Formen entbehren besonderer Respirationsorgane. Der männliche Geschlechtsapparat besteht aus einem paarigen oder unpaaren Hoden, dessen Ausführungsgänge durch einen oft mit einer Anhangsdrüse versehenen gemeinsamen Endgang nach außen münden. Die Ovarien sind gleichfalls unpaar oder paarig und ebenso deren Ausführungsgänge, welche sich zur Bildung eines gemeinsamen Eileiters mit Anhangsdrüse, bezw. Samentasche vereinigen (Fig. 560). Die einfache Geschlechtsöffnung liegt in der Regel von der Afteröffnung entfernt und rückt selbst nach vorne zwischen die hinteren Beinpaare hinauf. Auch ist in manchen Fällen *(Sarcoptidae, Tyroglyphidae)* eine besondere Begattungsöffnung vorhanden, durch welche das Sperma in das Receptaculum gelangt. Die Männchen unterscheiden sich häufig nicht nur durch kräftigere und zum Teil abweichend gebildete Gliedmaßen, sondern auch durch

den Besitz von hinteren Haftgruben, zuweilen durch die Art der Ernährung und Lebensweise. Die Acarinen legen Eier. Einige *Gamasiden* und *Oribatiden* sind ovovivipar. Die Jungen verlassen als Larven mit nur drei Beinpaaren das Ei und werden nach einer Ruhezeit (Puppenzeit) zu einer achtbeinigen Nymphe, die nach abermaligem Puppenzustand zur Imago wird (Fig. 561). Sehr viele Milben leben parasitisch an Tieren und Pflanzen, andere ernähren sich selbständig vom Raube teils im Wasser, teils auf dem Lande.

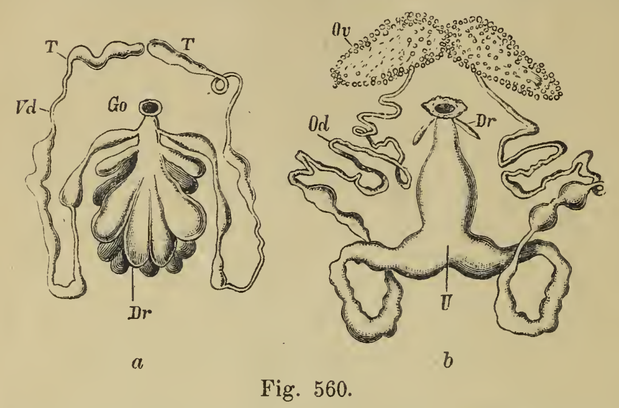


Fig. 560.
a Männliche, *b* weibliche Genitalorgane von *Argas reflexus* (nach Pagenstecher). *T* Hoden, *Vd* Samenleiter, *Dr* Prostata, *Go* Geschlechtsöffnung, *Ov* Ovarien, *Od* Oviducte, *Dr* Anhangsdrüsen, *U* Uterus.

Fam. *Ixodidae*. Zecken.

Größere, meist blutsaugende Milben mit großen vorstoßbaren, gezähnten Cheliceren. Die Kiefertaster drei- bis viergliedrig, kolbig angeschwollen, ihre Laden zu einem Widerhaken tragenden Rüssel aneinandergelegt (Fig. 562). Die schlanken Beine enden mit zwei Klauen und oft auch mit Haftscheibe. Zwei Punktaugen oft vorhanden. Atmen durch Tracheen. *Ixodes ricinus* L., Holzbock, hält sich in Wäldern im Gebüsche auf, geht auf Säugetiere und den Menschen über, in deren Haut sich die Weibchen mit dem Rüssel einbohren und Blut saugen, dabei mächtig anschwellen. Weit verbreitet. *Rhipicephalus sanguineus* Latr. Auf Vögeln, Säugetieren und dem Menschen. Südeuropa, Afrika, Asien, Brasilien. *Margaropus (Boophilus) annulatus* Say. Auf Säugetieren. Mittel- u. Südamerika. Überträger des Texasfiebers. *Hyalomma aegyptium* L. Säugetiere und den Menschen befallend. Vornehmlich in Ägypten und Algerien, auch sonst in Afrika, Asien, Südeuropa. *Amblyomma cajennense* F. Auf Menschen und Säugetieren. Mittel- und Südamerika. *Argas reflexus* F. Besonders in Taubenställen, des Nachts an Tauben; gelegentlich Parasit des Menschen. Europa, Nordafrika. (Fig. 563.) *A. persicus* Fisch.-Waldh. Mianawanze. Auf Geflügel. In Häusern, des Nachts den Menschen befallend. Biß gefürchtet. Kosmopolit. *Ornithodorus savignyi* Aud. Auf dem Menschen. Afrika, Asien.

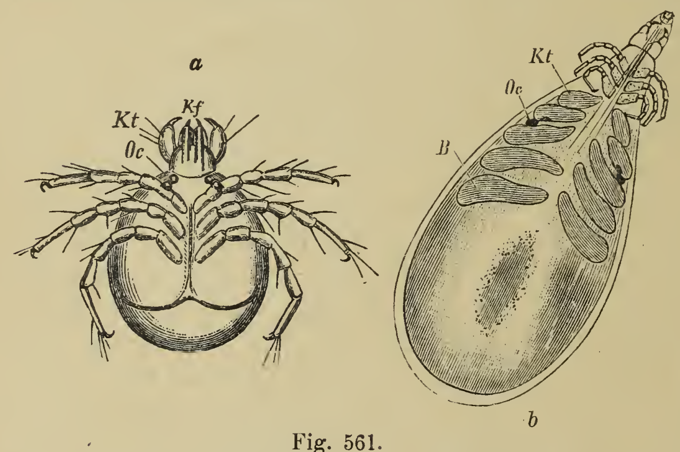


Fig. 561.
a Larve, *b* Puppe einer *Hydrachnide*. *B* Beine, *Kf* Kieferfühler, *Kt* Kiefertaster, *Oc* Augen.

Fam. *Gamasidae.* Kieferfühler scheerenförmig, Kiefertaster fünfgliedrig. Die Beine mit zwei Klauen und einem Haftlappen. Tracheen vorhanden. Augen fehlen. Leben teils frei vom Raube, teils als Schmarotzer an Käfern und auf der Haut von

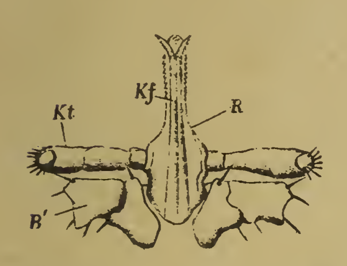


Fig. 562. Mundteile eines *Ixodes* (nach A. Pagenstecher).
B' Grundglied des ersten Beinpaares, *Kf* Kieferfühler, *Kt* Kiefertaster, *R* Rüssel.

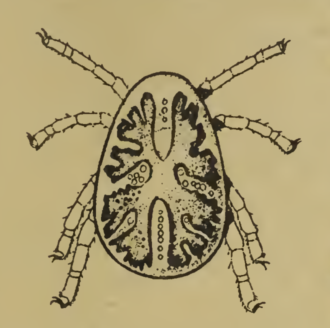

Fig. 563. *Argas reflexus* (nach A. Pagenstecher). ca. $^5/_1$



Fig. 564. *Trombidium holosericeum* (nach Mégnin).
Kt Kiefertaster. $^{13}/_1$

Vögeln und Säugetieren. *Gamasus crassipes* L., in Moos. *G. fucorum* Geer *(coleoptratorum* L.). Käfermilbe, Europa. *Dermanyssus gallinae* Geer (*avium* Dug.), Vogelmilbe, gelegentlich am Menschen. *Pteroptus vespertilionis* Herm. An Fledermäusen. Europa.

Fam. *Oribatidae,* Landmilben mit harter Cuticula, Kieferfühler einziehbar, scheerenförmig. Kiefertaster fünfgliedrig, mit gezähnter Kaulade des Basalgliedes. Ocellen fehlen. *Oribata alata* Herm., unter Moos. Weit verbreitet. *Notaspis* Herm.

Fam. *Bdellidae,* Rüsselmilben. Kopfteil rüsselförmig verlängert und abgeschnürt, mit scheerenförmigen Kieferfühlern. Kiefertaster lang und dünn. Kriechen auf feuchtem Boden. *Bdella longicornis* L. Europa.

Fam. *Trombidiidae,* Laufmilben. Körper lebhaft gefärbt, behaart. Cheliceren meist klauenförmig. Kiefertaster mit einer Klaue neben einem lappenförmigen Anhang. Bein mit zwei Krallen und Haftbürsten. Augen und Tracheen vorhanden. *Trombidium holosericeum* L. (Fig. 564). Die Zugehörigkeit der als *Leptus autumnalis* Shaw bekannten Milbenlarven, welche parasitisch auf Insekten und Arachnoideen, mitunter auch auf Säugetieren und dem Menschen leben, bei dem sie einen vorübergehenden Hautausschlag erzeugen, zu bestimmten Trombidienarten ist nicht festgestellt. Hier schließt sich an *Tetranychus telarius* L., Spinnmilbe. Europa.

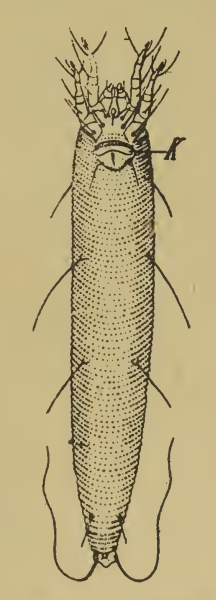


Fig. 565. *Eriophyes vitis,* Ventralansicht (nach Nalepa). $^{390}/_1$
K Genitalklappe.

Fam. *Hydrachnidae,* Wassermilben. Körper kugelig, oft lebhaft gefärbt. Cheliceren meist mit klauenförmigem Endgliede; mit Schwimmbeinen, mit vier, zuweilen zu zweien verschmolzenen Augen. Tracheen vorhanden oder fehlend. Die Jugendzustände oft parasitisch an Wasserinsekten. *Limnochares aquaticus* L., *Eulais extendens* Müll., *Hydrachna globosa* Geer, *Hydryphantes (Hydrodroma) ruber* Geer, *Arrhenurus caudatus* Geer; *Atax ypsilophorus* Bonz, Schmarotzer auf Anodonten. *A. bonzi* Clap., schmarotzt an Unio (Fig. 557); *Piona (Nesaea) nodata* Müll.; alle im Süßwasser Europas. *Pontarachna tergestina* Schaub, im Hafen von Triest. *Halacarus* Gosse. Marin und im Süßwasser.

Fam. *Tyroglyphidae.* Sehr kleine Milben von mehr gestreckter Form mit konischem Rüssel, scheerenförmigen Cheliceren und dreigliedrigen Maxillarpalpen. Die ziemlich langen Beine mit Haftlappen und Klaue. Augen und Tracheen fehlen. Leben an vegetabilischen und tierischen Stoffen. *Tyroglyphus siro* L., Käsemilbe, *T. farinae* Geer, Mehlmilbe, *Glyciphagus domesticus* Geer, auf Heuabfällen, trockenen Früchten. *Hypopus* Dug. sind Nymphenstadien, welche sich an Insekten, Myriapoden, Phalangiden, Gamasiden finden.

Fam. *Sarcoptidae,* Krätzmilben. Körper mikroskopisch klein, gedrungen, weichhäutig. Augen und Tracheen fehlen. Die Mundteile bestehen aus einem Saugkegel

Fig. 566. *Sarcoptes scabiei* (nach Gudden).
a Männchen von der Bauchseite. *b* Weibchen von der Bauchseite. ca. $^{100}/_1$ *c* in der Rückenansicht. ca. $^{100}/_1$ *d* Larve. B^{III} drittes Beinpaar, *Kf* Kieferfühler.



Fig. 567. *Demodex folliculorum* (nach Mégnin). $^{160}/_1$
Kt Kiefertaster

mit scheerenförmigen Kieferfühlern und kurzen Kiefertastern. Die Beine kurz und stummelförmig, teilweise oder sämtlich mit gestielten Haftscheiben. Die Männchen oft mit Haftgruben und Fortsätzen am Hinterleibsende. Leben auf oder in der Haut von Wirbeltieren und erzeugen die Krätze und Räude. *Sarcoptes scabiei* L., Krätzmilbe. Auf der Rückenfläche mit zahlreichen spitzen Höckern, Dornen und Haaren. Beine fünfgliedrig, die beiden vorderen enden mit gestielter Haftscheibe, das letzte Beinpaar des Männchens läuft nicht wie das des Weibchens in eine Borste, sondern in eine gestielte Haftscheibe aus (Fig. 566). Bohren in der Epidermis des Menschen tiefe Gänge, an deren Ende sie sich aufhalten, und erzeugen durch ihre Stiche

den unter dem Namen Krätze bekannten Hautausschlag. *Psoroptes (Dermatocoptes) bovis* Gerl. Auf dem Rind. Hier schließt sich an *Analges passerinus* L., auf Singvögeln.

Fam. *Demodicidae.* Haarbalgmilben. Langgestreckte kleine Milben mit wurmförmig verlängertem, quergeringeltem Abdomen. Mit stilettförmigen Cheliceren und kurzen Maxillarpalpen, mit kurzen Beinen. Tracheen und Augen fehlen. *Demodex folliculorum* Sim. In den Haarbälgen des Menschen (Fig. 567). *D. canis* Leydig, auf dem Hunde.

Fam. *Eriophyidae (Phytoptidae).* Rumpf wurmähnlich. Abdomen gestreckt, quergeringelt. Cheliceren nadelförmig. Nur zwei Beinpaare mit Fiederborste und Kralle am Ende. Augen fehlen. Auf Pflanzen, an denen sie Mißbildungen (Cecidien) hervorrufen. *Eriophyes (Phytoptus) pini* Nal., auf Pinus silvestris. Mitteleuropa. *E. vitis* Pgst., auf dem Weinstock (Fig. 565). *Phyllocoptes* Nal.

9. Ordnung. **Linguatulida, Zungenwürmer.**[1])

Parasitische Arachnoideen (?) von wurmförmig gestrecktem, geringeltem Körper, mit zwei Paar Klammerhaken in der Umgebung des kieferlosen Mundes.

Der wurmförmige, geringelte Leib (Fig. 568) dieser lange Zeit für Eingeweidewürmer gehaltenen Parasiten würde bei dem sehr reduzierten Kopfbruststück vornehmlich auf die außerordentliche Vergrößerung und Streckung des Hinterleibes zurückzuführen sein, wofür die Leibesform der Eriophyiden unter den Acarinen Anhaltspunkte liefert. Doch sind sonst geringe Anhaltspunkte vorhanden, die Linguatuliden von Arachnoideen abzuleiten, so daß ihre Einordnung unter die letzteren nur als eine provisorische anzusehen ist. Auch mit anderen Arthropodengruppen bieten sich wenig Beziehungen. Jedenfalls handelt es sich um durch Parasitismus stark veränderte Formen.

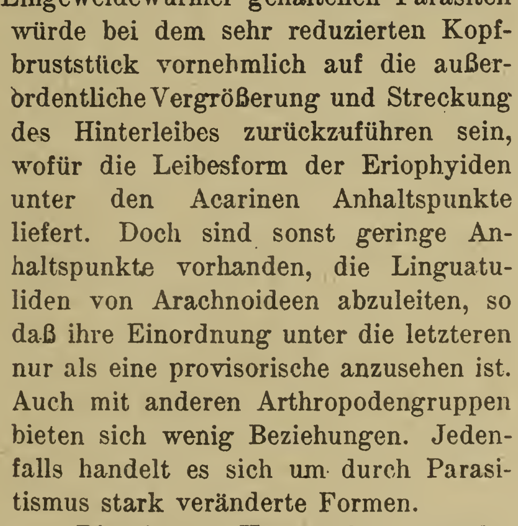


Fig. 568. *Linguatula rhinaria*, (Original). $^1/_1$

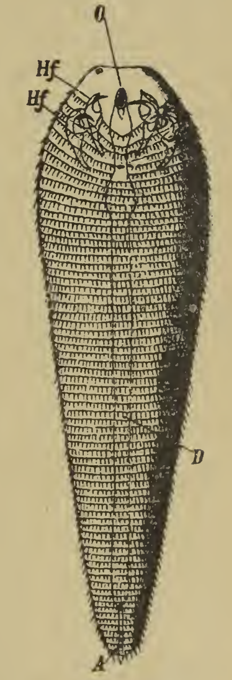


Fig. 569. Jugendform von *Linguatula rhinaria*. $^{16}/_1$ *O* Mund, *Hf* die vier Haken, *D* Darm, *A* After.

Die vier aus Hauttaschen vorstülpbaren, auf besondere Chitinstäbe gestützten Klammerhaken in der Nähe des Mundes (Fig. 569) dürften den Endklauen von zwei Extremitäten entsprechen. Am Nervensystem ist das Gehirn bandförmig und mit einem suboesophagealen Ganglienknoten in Verbindung. Respirations- und Zirkulationsorgane fehlen. Der von einem Chitinring umgebene Mund führt in

[1]) R. Leuckart, Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig und Heidelberg 1860. E. Lohrmann, Untersuchungen über den anatomischen Bau der Pentastomen. Arch. f. Naturg. LV. 1889. C. W. Stiles, Bau und Entwicklungs-

ein geradgestrecktes Darmrohr, welches am Hinterende im After ausmündet. In großer Zahl sind Hautdrüsen vorhanden. Die Genitalöffnung des auffallend kleinen Männchens liegt nicht weit hinter dem Munde, jene des Weibchens in der Nähe des Afters.

Die Zungenwürmer leben im geschlechtsreifen Zustande in Lufträumen von Warmblütern und Reptilien. Zuerst durch R. Leuckarts Untersuchungen wurde die Entwicklung für *Linguatula rhinaria (Pentastomum taenioides)* bekannt, welche sich in den Nasenhöhlen und im Stirnsinus des Hundes und Wolfes aufhält. Die mit vier Stummelfüßen ausgestatteten Larven (Fig. 570) gelangen in den Eihüllen mit dem Schleime nach außen auf Pflanzen und von da in den Magen des Kaninchens und Hasen, seltener in den des Menschen. Dieselben durchsetzen dann, von den Eihüllen befreit, die Darmwandungen, kommen in die Leber und werden von einer

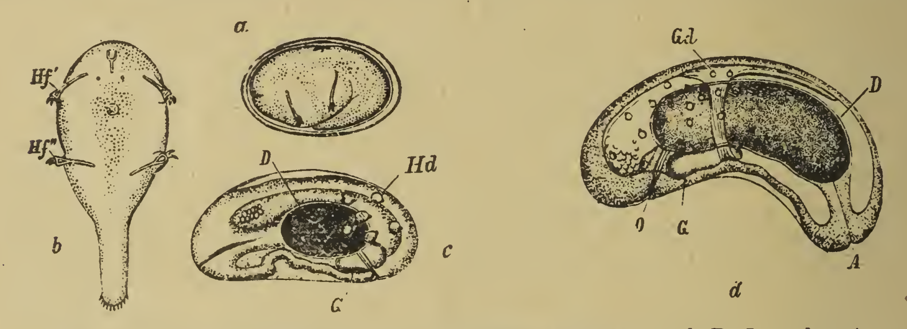


Fig. 570. Entwicklungsstadien von *Linguatula rhinaria* (nach R. Leuckart).
a Ei mit Embryo. — *b* Embryo mit den beiden Fußstummeln *Hf' Hf''*. ca. 300/1 — *c* Larve aus der Leber des Kaninchens. *D* Darm, *G* Ganglion, *Hd* Hautdrüsen. — *d* Ältere Larve. *O* Mund. *A* After, *Gd* Geschlechtsdrüse.

Kapsel umschlossen, in welcher sie die weitere Entwicklung durchmachen. Sie erleiden hier mehrfache Häutungen. Die Stummelfüße der Larve gehen verloren. Erst nach Verlauf von sechs Monaten haben die Larven eine ansehnliche Größe erlangt und die vier Klammerhaken sowie zahlreiche feingezähnelte Ringel der Oberfläche erhalten; sie sind in das früher als *Linguatula serrata (P. denticulatum)* bezeichnete Stadium (Fig. 569) eingetreten, in welchem sie sich von neuem auf die Wanderung begeben, die Kapseln durchbrechen, die Leber durchsetzen und, falls sie in größerer Zahl vorhanden sind, den Tod des Wirtes veranlassen, im anderen Falle dagegen bald von einer neuen Cyste umschlossen werden. Gelangen sie zu dieser Zeit mit dem Fleische des Hasen oder Kaninchens in den Magen des Hundes, so dringen sie von da durch die Darmwand und das Zwerchfell in die Luftwege und die Nasenhöhle, wo sie sich in Zeit von etwa zwei Monaten zu Geschlechtstieren ausbilden.

---

geschichte von Pentastomum proboscideum Rud. und Pentastomum subcylindricum Dies. Zeitschr. f. wiss. Zool. LII. 1891. W. B. Spencer, The Anatomy of Pentastomum teretiusculum. Quart. Journ. micr. sc. XXXIV. 1893. Außerdem Kulagin u. a.

Fam. *Linguatulidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Linguatula rhinaria* Pilger (*Pentastomum taenioides* Rud.), Weibchen 80—130 *mm*, Männchen 18—20 *mm* lang. In den Nasen- und Stirnhöhlen von Hund, Wolf, Fuchs, Pferd, gelegentlich beim Menschen (Fig. 568). *Porocephalus constrictus* Sieb. Eingekapselt in der Leber von Negern in Ägypten. *P. proboscideus* Rud., in der Lunge von Schlangen, Amerika.

III. Klasse. **Pantopoda, Asselspinnen.**[1])

Marine Arthropoden, deren Körper in einen gegliederten Rumpf und einen stummelförmigen Hinterleib zerfällt, mit höchstens acht dem Rumpfe angehörigen Gliedmaßenpaaren; Mund an einem Schnabel.

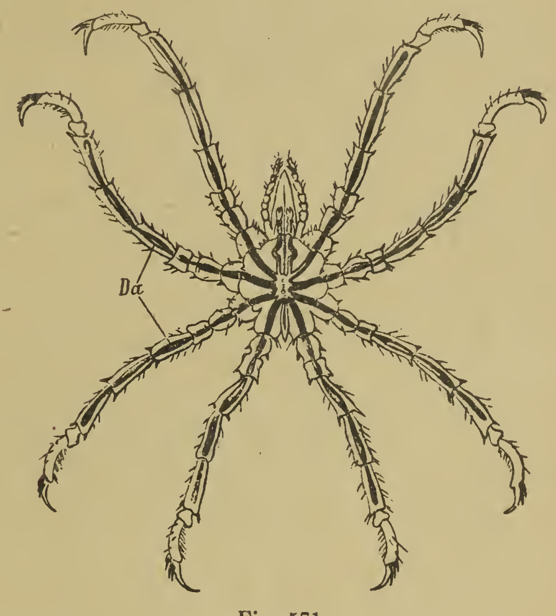


Fig. 571.
Ammothea pycnogonoides Qtrf. (aus règne animal).
Da Darmschläuche in den Extremitäten. vergr.

Der Bau der *Pantopoden* weist am meisten auf Arachnoideen hin, ohne daß es mit Bezug auf viele Besonderheiten ersterer möglich ist, sie letzteren einzureihen. Es erscheinen die *Pantopoda* als besondere Arthropodenklasse, die jedoch wahrscheinlich mit dem Stamme der Arachnoideen auf eine gemeinsame Wurzel zurückgeht.

Am Körper der Pantopoden (Fig. 571) läßt sich ein gegliederter Rumpf und ein stummelförmiger ungegliederter Hinterleib unterscheiden. Der Rumpf zerfällt in einen vorderen größeren, aus der Verschmelzung mehrerer Segmente hervorgegangenen Abschnitt, dem vier Gliedmaßenpaare angehören, von denen aber das erste bis dritte fehlen können, sowie drei bis vier Segmente mit je einem Gliedmaßenpaar. Die erste Extremität ist kurz und endet mit einer Scheere, die folgenden 2. und 3. Gliedmaßenpaare (Palpen und Eierträger) sind

[1]) Außer Kröyer, Quatrefages, Adlerz, Cavanna, Bouvier, Cole vgl. A. Dohrn, Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Leipzig 1881. P. P. C. Hoek. Nouvelles études sur les Pycnogonides. Arch. Zool. expér. IX. 1881. Report on the Pycnogonida. Challenger Rep. III. 1881. G. O. Sars, Pycnogonidea. Norske Nordhavs-Exped. XX. 1891. T. H. Morgan, A Contribution to the Embryology and Phylogeny of the Pycnogonids. Stud. Biol. Lab. J. Hopk. Univ. V. 1891. A. Kowalevsky, Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane der Pantopoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1892. J. Meisenheimer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXII. 1902. J. C. C. Loman,

schmächtig, fußartig, das dritte ist mehr ventral inseriert (Fig. 573) und beim Männchen stets vorhanden. Die Extremitäten der hinteren vier, selten fünf *(Decolopoda, Pentanymphon, Pentapycnon)* (Fig. 572) Paare sind sehr groß, neungliedrig und überwiegen über den schmächtigen Rumpf.

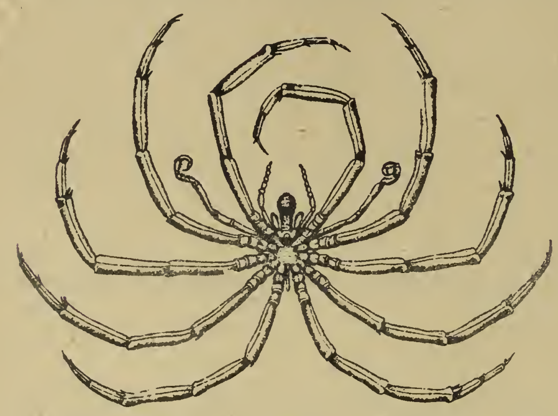


Fig. 572. *Decolopoda australis,* Männchen (nach Hodgson). 1/2

Die Mundöffnung liegt an einem das Vorderende des Körpers bildenden konischen Saugschnabel und führt in einen Darm mit langen Blindsäcken, welche in die Beine hineinragen (Fig. 571). Besondere Atmungsorgane fehlen. Ein Herz mit zwei oder drei Ostienpaaren ist vorhanden. Das Zentralnervensystem besteht aus einem Cerebralganglion sowie einer Bauchganglienkette. Von Sinnesorganen finden sich am ersten Rumpfabschnitte vier kleine Augen. Die Deutung der in der 2. und 3. Extremität gefundenen Drüsensäcke als Exkretionsorgane ist unsicher. Die Geschlechter sind getrennt, die Weibchen zuweilen durch das Fehlen des 3. Extremitätenpaares charakterisiert. Die paarigen Genitaldrüsen, die sich hinten miteinander verbinden, entsenden Ausläufer in die großen Rumpfbeine und münden am 2. Gliede, beim Männchen meist nur der beiden letzten, beim Weibchen in der Regel aller Rumpfbeine. Die Eier werden vom Männchen am 3. Extremitätenpaare (Eierträger) bis zum Ausschlüpfen der Larven getragen. Die Entwicklung ist meist eine Metamorphose, die Larve (*Protonymphon*larve) besitzt bloß drei Extremitätenpaare. Die Jungen von *Phoxichilidium* schmarotzen in Hydroidpolypen.

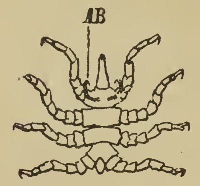


Fig. 573. *Pycnogonum littorale,* Männchen (aus règne animal). 2/1
AB Eiertragendes Beinpaar.

Die Pantopoden leben langsam kriechend an Hydroidstöckchen und Algen des Meeres.

Fam. *Nymphonidae.* Scheerentragende Extremität und Palpen vorhanden. 3. Extremität bei beiden Geschlechtern. *Pentanymphon antarcticum* Hdgs. Mit fünf Beinpaaren. Antarktisch. *Nymphon gracile* Leach. Nordsee.

Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 1907. Die Pantopoden der Siboga-Expedition. Leiden 1908. T. V. Hodgson, The Pycnogonida of Scott. Antarct. Exp. Transact. Roy. Soc. Edinburgh 46. 1909. V. Dogiel, Embryologische Studien an Pantopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. CVII. 1913. W. Schimkewitsch, Ein Beitrag zur Klassifikation der Pantopoden. Zool. Anz. XLI. 1913.

Fam. *Phoxichilidiidae.* Scheerentragende Extremität vorhanden, Palpen fehlen. *Phoxichilidium femoratum* Rathke. Nord. Meere. Hier schließt sich *Pallene* Johnst. an.

Fam. *Ammotheidae.* Scheerentragende Extremität klein und rudimentär. Palpi vorhanden (Fig. 571). 3. Extremität bei beiden Geschlechtern. *Ammothea (Achelia) echinata* Hodge. Atl. Oz. *A. fibulifera* A. Dohrn. Mittelmeer.

Fam. *Decolopodidae.* Scheerentragende Extremität und Palpen vorhanden. 3. Extremität bei beiden Geschlechtern. Mit 5 mächtigen Beinpaaren. *Decolopoda australis* Eights. Antarktisch (Fig. 572).

Fam. *Colossendeidae.* Scheerentragende Extremität rudimentär oder fehlend. Palpen vorhanden. 3. Extremität in beiden Geschlechtern. *Colossendeis gigas* Hoek. Bis über 8 *cm* lang. Tiefsee. Südliche Ozeane.

Fam. *Pycnogonidae.* Scheerentragende Extremität und Palpen fehlen. *Pentapycnon charcoti* Bouv. Mit 5 Beinpaaren. Antarktisch. *Pycnogonum littorale* Ström, Nord. Meere (Fig. 573).

IV. Klasse. **Protracheata (Onychophora).**[1])

Wurmförmige Arthropoden mit einem Antennenpaar, mit kurzen, mit Klauen bewaffneten Beinpaaren, mit Nephridien in fast allen Metameren, durch zerstreut über den ganzen Körper entstandene Büscheltracheen atmend.

Die Protracheaten oder Onychophoren bilden eine interessante, die Anneliden und Arthropoden verbindende Übergangsgruppe. Der mäßig gestreckte Körper (Fig. 574) erweist eine größere oder geringere Zahl geringelter, untereinander gleicher Segmente mit je einem kegelförmigen kurzen Beinpaar, das am Ende mit zwei Krallen bewaffnet ist. Der vom Rumpf nicht scharf abgesetzte Kopf (Fig. 575) trägt zwei Antennen und zwei Seitenaugen vom Bau der Blasenaugen. An seiner Unterseite befindet sich das von einer Sauglippe umgebene Mundatrium. In ihm liegt ein Paar aus je zwei Krallen gebildeter Kiefer,

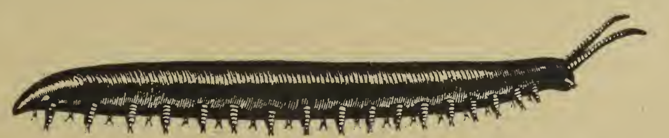


Fig. 574. *Peripatopsis capensis* (nach Moseley). $^{1\cdot5}/_1$

[1]) H. N. Moseley, On the Structure and Development of Peripatus capensis. Philos. Transactions. 1874. F. M. Balfour, The Anatomy and Development of Peripatus capensis. Quart. Journ. micr. sc. XXIII. 1883. Ed. Gaffron, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Peripatus. Zool. Beiträge, herausg. von Schneider. I. Breslau 1883, 1885. J. Kennel, Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii Blanch. und Peripatus torquatus. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. VII. 1884; VIII. 1886. A. Sedgwick, The development of the Cape species of Peripatus. Quart. Journ. micr. sc. 1885—1888. A Monograph on the species and distribution of the genus Peripatus. Ibid. 1888. The distribution and classification of the Onychophora. Ibid. 1908. L. Sheldon, On the Development of Peripatus novaezealandiae. Ebenda. 1888—1889. A. Willey, The Anatomy and Development of Peripatus Novae-Britanniae. Cambridge 1898. R. Evans, On two New Species of Onychophora from the Siamese Malay States. Quart. Journ. micr. sc. XLIV, XLV. 1901—1902. E. L. Bouvier. Monographie des Onychophores. Ann. sc. nat. Paris 1905—1907. Vgl. außerdem die Arbeiten von Grube, Blanchard, Dendy, Montgomery u. a.

außerhalb desselben seitlich jederseits eine kurze Papille (sog. Oralpapillen), die wie die Kiefer modifizierte Extremitäten sind. Die Haut der Onychophoren ist in zahlreiche Tastwarzen erhoben. Die Leibesmuskulatur wird von einem Hautmuskelschlauche gebildet, der aus einer äußeren Ring- und mittleren Diagonalschichte besteht, auf welche nach innen die in Feldern angeordnete Längsmuskulatur folgt. Außerdem sind Transversalmuskeln vorhanden, welche wie bei Anneliden ein Septum herstellen, das die Leibeshöhle in eine mediane Hauptkammer und zwei Seitenkammern teilt. Die Muskelfasern sind glatt. Das Gehirnganglion entsendet zwei mit Ganglienzellen belegte Nervenstränge (nach Balfour mit Anschwellungen in jedem Segmente), die bis zum Hinterleibsende weit voneinander getrennt verlaufen (Fig. 576). In ihrer ganzen Länge durch zahlreiche feine Querkommissuren verbunden, vereinigen sie sich am Hinterleibsende. Der Darm (Fig. 577) beginnt mit muskulösem Schlunde und verläuft gerade gestreckt durch den Körper; der After liegt endständig. In den Mund öffnen sich durch einen gemeinsamen kurzen Gang zwei Speicheldrüsen. Als Herz fungiert ein durch die ganze Länge des Körpers sich erstreckendes Rückengefäß mit paarigen, segmental angeordneten Ostien. Nach Moseleys Entdeckung ist ein mächtig entwickeltes Tracheensystem vorhanden. Die Stigmen liegen über die ganze Oberfläche unregelmäßig verteilt und führen jedes in eine kurze Tasche, von der aus feine, sehr lange Tracheen in einem dichten Büschel entspringen. Als Exkretionsorgane finden sich fast in jedem Segmente ein Paar von Nephridien (Fig. 576), welche mit geschlossenem Endsäckchen beginnen und ventralwärts an der Basis der Füße mittels einer Blase nach außen führen; für den inneren Kanalabschnitt wird Bewimperung angegeben. Langgestreckte

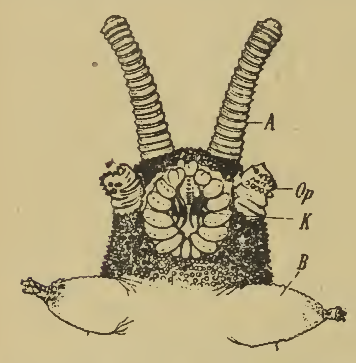


Fig. 575. Kopf von *Peripatopsis capensis*, von der Ventralseite (nach Balfour).

A Antennen, *B* erstes Beinpaar des Rumpfes, *K* Kiefer, *Op* Oralpapillen.

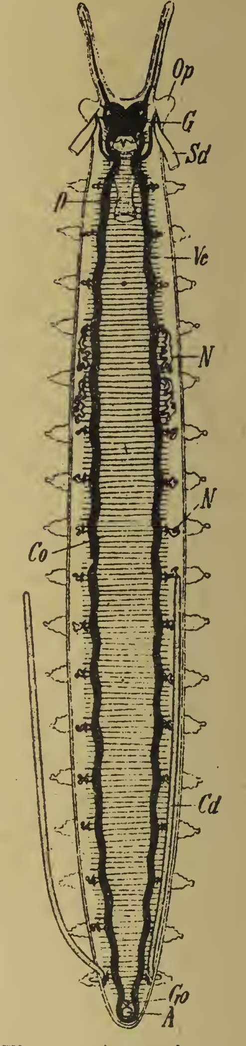


Fig. 576. Anatomie von *Peripatopsis capensis*, Nervensystem und Nieren (nach Balfour).

G Gehirn, *Vc* Bauchstränge des Nervensystems, *Co* Commissuren zwischen denselben, *N* Nephridien, *Cd* große Cruraldrüse des Männchens, *Op* Oralpapille, *Sd* Mündungsstück der Schleimdrüse, *D* Darm, abgeschnitten, *Go* Genitalöffnung, *A* After.

Schleimdrüsen münden an den Oralpapillen und erzeugen durch ihr Sekret ein Gewebe von zähen Fäden; sie entsprechen den sich an Rumpfbeinen vorfindenden Cruraldrüsen. Die Onychophoren sind getrennten Geschlechts. Die Ovarien (Fig. 577) führen in zwei meist mit Receptaculum seminis versehene, als Uterus fungierende Eileiter, die am vorletzten Segmente mit einer gemeinsamen Vagina ausmünden. Die mit einer Prostata ausgestatteten Hoden gehen in lange gewundene Samenleiter über und münden

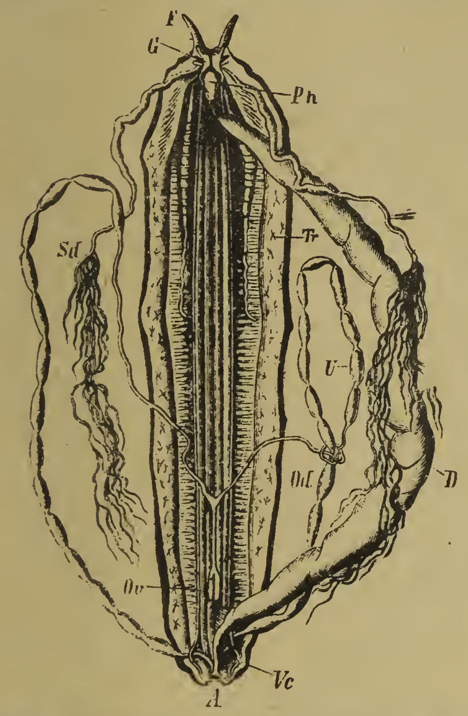


Fig. 577. Anatomie eines weiblichen *Peripatopsis capensis* (nach Moseley).

A After, *D* Darm, *F* Fühler, *G* Gehirn, *Ph* Pharynx, *Sd* Schleimdrüsen, *Tr* Tracheenbüschel, *Ov* Ovarien, *Od* Ovidukte, *U* Uterus, *Vc* ventrale Nervenstränge.

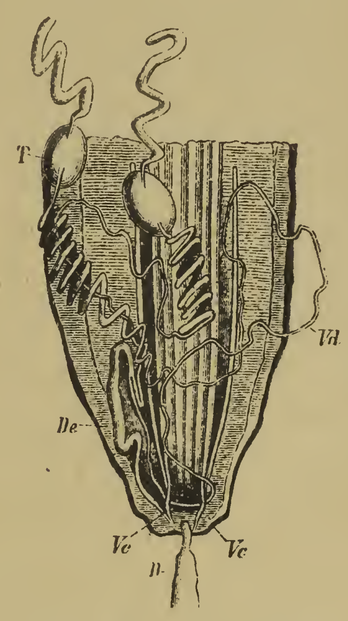


Fig. 578. Körperende eines männlichen *Peripatopsis capensis* (nach Moseley).

D Afterdarm, *De* Ductus ejaculatorius, *T* Hoden, oben an denselben die Prostata, *Vc* Bauchnervenstränge, *Vd* Vasa deferentia.

an gleicher Stelle wie die Vagina mittels unpaaren Ductus ejaculatorius (Fig. 578). Außerdem besitzt das Männchen eine akzessorische Drüse, sog. Analdrüse, die meist in der Nähe des Afters oder der Genitalöffnung ausmündet. Die Entwicklung ist direkt und erfolgt im Uterus. Bei den südamerikanischen Formen bildet sich eine Placenta aus, mit welcher der Embryo dorsal durch einen Nabelstrang verbunden ist.

Die Tiere leben an feuchten Orten unter faulendem Holze.

Fam. *Peripatidae.* Mit den Charakteren der Gruppe. *Peripatus edwardsi* Blanch. Cayenne. *Peripatopsis capensis* Gr. (Fig. 574), Kap. *Peripatoides novae-zealandiae* Hutt. Neuseeland.

V. Klasse. **Tardigrada, Bärtierchen.**[1])

Kleine walzenförmige Arthropoden mit Saugmund, nur mit vier stummelförmigen Rumpfextremitäten, ohne Herz und Respirationsorgane.

Die Tardigraden weichen in dem Bau ihres Körpers von allen übrigen Arthropoden so vielfach ab, daß sie als besondere Klasse unter dieselben einzureihen sind. Der Ansicht einiger Forscher nach schließen sie sich am meisten an die Protracheaten an.

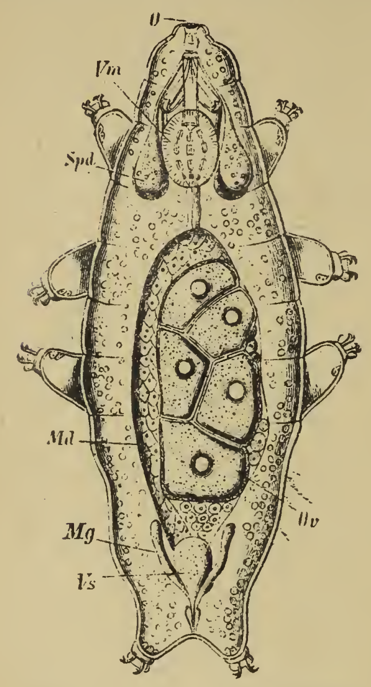


Fig. 579. *Macrobiotus schultzei* (nach Greeff). ca. 100/1
O Mund, *Md* Magendarm, *Spd* Speicheldrüsen, *Ov* Ovarium, *Mg* Malpighische Gefäße, *Vm* Schlundkopf, *V* Rektaldrüse.

Der Körper der kleinen (bis 1 *mm* langen), langsam kriechenden Bärtierchen ist walzenförmig, ohne äußere Metamerie und besitzt vier Paare kurzer, in der Regel mit mehreren Krallen endigender Stummelfüße, von denen die hintersten am äußersten Ende des Körpers entspringen (Fig. 579). Das kegelförmige Vorderende des Körpers entspricht dem Kopfe, in welchem außer dem Kopfsegment höchstens noch ein weiteres Segment enthalten ist: es entbehrt jeglichen Extremitätenanhanges.

Der Körper wird von einer Cuticula bedeckt, die bei *Echiniscus* an der Dorsalseite in Schilder gegliedert ist. Die Muskulatur weist wie bei Peripatus keine Querstreifung auf.

Die terminal am vorderen Körperende gelegene Mundöffnung führt in eine Mundhöhle, die sich in eine lange Mundröhre fortsetzt. In die Mundhöhle ragen zwei vorstoßbare Zähne, neben welchen je eine sog. Speicheldrüse (Giftdrüse) mündet, die Bildnerin der Zähne ist (Wenck). Auf die Mundröhre folgt ein Saugmagen (Schlundkopf), sodann der Oesophagus, der Magen und der kurze Enddarm. Die Afteröffnung liegt ventral. Am Beginne des Enddarmes münden zwei Malpighische Ge-

[1]) Doyère, Mémoire sur les Tardigrades. Ann. sc. nat. 1840. R. Greeff. Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Bärthierchen. Arch. mikr. Anat. II. 1866. L. H. Plate, Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Zool. Jahrb. III. 1888. R. v. Erlanger, Beiträge zur Morphologie der Tardigraden. Morphol. Jahrb. XXII. 1895. A. Basse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXX. 1906. J. Hennecke, Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der Tardigraden. Ebenda XCVII. 1911. W. v. Wenck, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tardigraden. Zool. Jahrb. XXXVII. 1914. Vgl. überdies die Abhandlungen von Dujardin, Kaufmann, v. Kennel, C. A. S. Schultze, Lameere, Richters u. a.

fäße sowie eine dorsale Anhangsdrüse (Rektaldrüse) ein. Respirations- und Kreislaufsorgane fehlen. Die geräumige Leibeshöhle ist von Hämolymphe erfüllt, welche zahlreiche große Zellen enthält. Das Nervensystem besteht aus dem Cerebralganglion, einem unteren Schlundganglion und vier durch lange Kommissuren verbundenen Ganglien der Bauchkette. Von Sinnesorganen kommen Augen sowie kurze Taster vor.

Die Tardigraden sind getrennten Geschlechts. Sowohl die männliche als weibliche Genitaldrüse bildet einen dorsal über dem Magendarm gelegenen unpaaren Sack, der in den Enddarm mündet, welcher somit als Kloake fungiert. Die Weibchen legen große Eier entweder frei ab, oder letztere bleiben von der abgestreiften Cuticula des Muttertieres bis zum Ausschlüpfen der Jungen umhüllt. Die Entwicklung erfolgt direkt.

Die Bärtierchen leben zwischen Moos und Flechten, in feuchtem Sande von Dachrinnen, wenige *(Macrobiotus macronyx)* dauernd im Süßwasser, einige marin. Sie sind besonders dadurch bemerkenswert geworden, daß sie wie die Rotiferen nach langem Eintrocknen durch Befeuchtung wieder zu neuem Leben erwachen

Fam. ***Arctisconidae.*** Mit den Charakteren der Klasse. ***Echiniscus (Emydium) bellermanni*** Sigm. Schltze. ***Echiniscoides sigismundi*** M. Schultze. Nordsee, zwischen Algen. ***Macrobiotus macronyx*** Duj. Süßwasser. ***M. hufelandi*** Sigm. Schltze. ***Arctiscon (Milnesium) tardigradum*** Schrank. Sehr verbreitet.

VI. Klasse. **Eutracheata.**

Arthropoden mit wohl abgesetzter Kopfkapsel, mit einem Antennenpaar, durch Tracheen atmend, deren Stigmen in metamerischer Anordnung der Seitenlinie des Körpers angehören.

In dieser Arthropodengruppe sind vier Unterklassen zu unterscheiden: 1. *Myriapoda.* 2. *Chilopoda.* 3. *Apterygogenea.* 4. *Insecta.*

I. Unterklasse. Myriapoda, Tausendfüßer.[1])

Eutracheaten mit meist zahlreichen gleichgebildeten beintragenden Leibesringen, mit meist nur einem Maxillenpaar, mit einem oder zwei Beinpaaren an je einem Körperringe, mit an einem der vorderen Rumpfsegmente gelegenen Genitalöffnungen.

[1]) J. F. Brandt, Recueil des mémoires relatifs à l'ordre des Insectes Myriapodes. St. Pétersbourg 1841. G. Newport, On the nervous and circulatory systems of Myriapoda and Macrourous Arachnida. Philos. Transact. London 1843. M. Fabre, Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriapodes. Ann. des sc. nat. Paris 1855. C. L. Koch, Die Myriapoden. 2 Bde. Halle 1863. H. Grenacher, Ueber die Augen einiger Myriapoden. Arch. f. mikrosk. Anat. XVIII. 1880. R. Latzel, Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. I und II. Wien 1880, 1884. A. Kowalevsky, Étude des glandes lymphatiques de quelques Myriapodes. Arch. zool. expér. 1896. R. Heymons, Mittheilungen über die Segmentirung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzgsber. Akad. Berlin. 1897.

Die in dieser Unterklasse vereinigten Gruppen der *Symphylen, Pauropoden* und *Diplopoden* besitzen einen homonom meist reich gegliederten Rumpf, dessen Segmente mit Ausnahme des Endsegments durchwegs Gliedmaßen tragen. Die mit Rücksicht auf eine übereinstimmende Körperbildung früher gleichfalls zu den Myriapoden gestellten *Chilopoden* weichen in so vielfacher Beziehung von ersteren ab, stimmen andererseits in so vieler Hinsicht mit den Insekten überein, daß sie am besten als besondere Unterklasse der Eutracheaten in der Nähe der Insekten ihre systematische Einordnung finden.

1. Ordnung. **Symphyla.**[1])

Kleine chilopodenähnliche Myriapoden mit wenigen Rumpfsegmenten, von denen jedes nur ein Beinpaar trägt, mit einem Maxillenpaar sowie einer dem Gnathochilarium der Diplopoden ähnlichen Unterlippe.

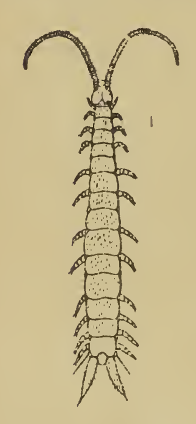


Fig. 580. *Scutigerella (Scolopendrella) immaculata* (nach Latzel). 6/1

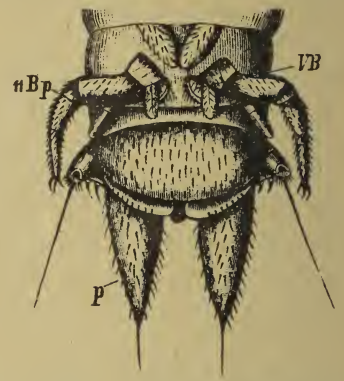


Fig. 581. Hinteres Körperende einer jungen *Scutigerella immaculata* (nach Latzel).

11 Bp elftes Beinpaar, *VB* vorstülpbares Ventralsäckchen, *p* griffelförmiges Terminalglied mit dem Spinnorgan.

Der kleine Körper der Symphylen (Fig. 580) erinnert im Bau vielfach an *Campodea*, in der Form an die Chilopoden. Der Rumpf setzt sich aus nur 12 beintragenden Segmenten und dem Endsegmente zusammen. Am Kopfe finden sich vielgliedrige Antennen. Die Mundteile stehen jenen von Campodea sehr nahe und weisen ein Paar Mandibeln, ein Maxillenpaar sowie eine dem Gnathochilarium der Diplopoden ähnliche Unterlippe (wahrscheinlich 2. Maxillenpaar) auf; außerdem ist ein in die Mundhöhle frei vorspringender Hypopharynx ausgebildet. Neben den Rumpfbeinen, deren Coxen seitlich auseinandergerückt sind, tritt

G. Rossi, Sulla organizzazione dei Myriapodi. Ricerche Lab. Anat. Roma. IX. 1902. C. Hennings, Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXX. 1906. K. W. Verhoeff, Myriapoda. Bronns Klassen u. Ordng. d. Tierr. V. 1902—1908. Vgl. außerdem die Arbeiten von Lucas, Berlese, Robinson u. a.

[1]) Außer den Schriften von Gervais, Menge, Latzel, Ryder, Wood-Mason, E. Haase vgl. B. Grassi, I Progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. Mem. Accad. Torino. 1886. P. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LIX. 1895. H. J. Hansen, The Genera and Species of the Order Symphyla. Quart. Journ. micr. sc. 1903. S. R. Williams, Habits and Structure of Scutigerella immaculata. Proc. Soc. Nat. Hist. Boston. XXXIII. 1907. R. Bagnall, On the Classification of the Order Symphyla. Journ. Linn. Soc. XXXII. 1913.

häufig ein griffelförmiger Fortsatz und an dessen Innenseite ein vorstülpbares Säckchen (Ventralsack) auf (Fig. 581). Am Körperende liegen zwei vielleicht Gliedmaßen entsprechende Fortsätze mit der Ausmündung einer Spinndrüse. Der geradgestreckte Darmkanal nimmt zwei Malpighische Gefäße auf. Respirationsorgane sind in Gestalt von zwei am Kopfe unterhalb der Antennen ausmündender Büscheltracheen entwickelt. Am Kopfe sollen sich zwei Augen finden. Die paarigen Genitaldrüsen sind im männlichen Geschlecht teilweise verbunden und münden vor dem 4. Beinpaare.

Die lichtscheuen Tiere leben unter Steinen, faulendem Laube, in der Erde.

Fam. *Scolopendrellidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Scutigerella (Scolopendrella) immaculata* Newp. Europa, Algier (Fig. 580), *Scolopendrella notacantha* Gerv. Italien. *Symphylella vulgaris* Hansen. Europa.

2. Ordnung. **Pauropoda.**[1])

Kleine Myriapoden mit nur wenigen Rumpfsegmenten, welche nur je ein Beinpaar tragen. Antenne mit drei langen Geißeln. Nur ein Paar Maxillen.

Der kleine Körper dieser Tiere (Fig. 582) weist nur 10 Rumpfsegmente nebst dem Endsegmente auf, welche von meist 6 Rückenplatten bedeckt sind. Der Kopf trägt außer den eigentümlichen, mit drei Geißelfäden ausgestatteten Fühlern ein Paar Mandibeln und ein Paar zu einer Unterlippe vereinigter schwacher Maxillen. Das auf den Kopf folgende erste Rumpfsegment ist schwach und besitzt ein rudimentäres Gliedmaßenpaar. Auch an den folgenden Rumpfsegmenten findet sich nur je ein Gliedmaßenpaar; doch entsprechen vier (2.—5.) Rückenplatten je zwei Fußpaaren, so daß eine Diplopodie angebahnt erscheint. Die Beincoxen sind seitlich auseinandergerückt. Am Rumpfe fallen fünf Paare langer Tastborsten auf. Rücksichtlich der inneren Organisation ist das Fehlen des Blutgefäßsystems und der Atmungsorgane hervorzuheben. Der geradgestreckte Darm trägt zwei Malpighische Gefäße. Die beim Weibchen unpaare Genitaldrüse mündet an der Basis des zweiten Beinpaares. Die Tiere besitzen keine Augen und leben an feuchten moderigen Orten in Waldungen. Sie schlüpfen als Larven mit nur drei Beinpaaren aus.

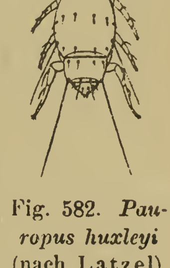


Fig. 582. *Pauropus huxleyi* (nach Latzel). $^{35}/_{1}$

[1]) Außer Latzel, P. Schmidt vgl. J. Lubbock, On Pauropus, a new type of centipede. Transact. Linn. Soc. 1866. F. C. Kenyon, The Morphology and Classification of the Pauropoda. Tufts Coll. Studies Nr. IV. 1895. H. J. Hansen, On the Genera and Species of the order Pauropoda. Vid. Medd. Naturh. For. Kopenhagen 1902. F. Silvestri, Ordo Pauropoda in Berlese, Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Portici 1902.

Fam. *Pauropodidae.* Körper und Beine gestreckt. 6 Rückenplatten vorhanden. *Pauropus huxleyi* Lubb. Europa (Fig. 582).

Fam. *Eurypauropodidae.* Mit abgeflachtem Körper und 6 Rückenplatten. Beine kurz. *Eurypauropus ornatus* Latz. Nied.-Österreich.

3. Ordnung. **Diplopoda.**[1])

Myriapoden von drehrundem oder halbzylindrischem Körper, mit einem Paar zu einer Mundklappe ausgebildeter Maxillen, mit zwei Beinpaaren an den meisten Körperringen.

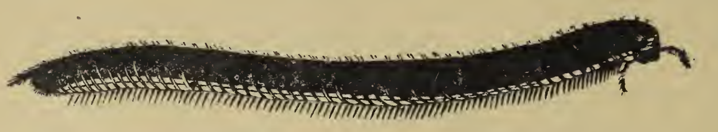


Fig. 583. *Iulus terrestris* (nach C. L. Koch). $^{2 \cdot 6}/_1$

Der Körper der Diplopoden hat in der Regel eine zylindrische oder halbzylindrische, zuweilen mehr plattgedrückte Form. Am Kopfe finden sich kurze, in der Regel keulenförmige Fühler und oberhalb derselben gehäufte Napfaugen. Hinter der Oberlippe liegen zu Seiten des Mundes die tasterlosen Mandibeln mit breiten Kauflächen und einem beweglich eingelenkten spitzen Zahn. Das einfache Maxillenpaar vereinigt sich zur Herstellung einer unteren Mundklappe (Gnathochilarium), deren Seitenteile zwei hakenförmige rudimentäre Laden tragen (Fig. 588 *b*). Beim Embryo von *Glomeris* erscheint noch ein zweites Maxillarsegment angelegt, das jedoch rudimentär wird. Der Rumpf ist in vielen Fällen langgestreckt und aus zahlreichen Ringen aufgebaut (Fig. 583), in anderen *(Glomeris)* verkürzt, asselähnlich (Fig. 588 *a*). Die sehr harte, an Kalziumkarbonat reiche Cuticula der Haut erscheint in

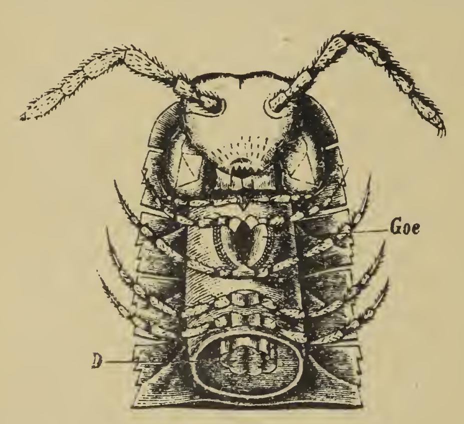


Fig. 584. Kopf und vordere Segmente von *Polydesmus complanatus* (nach Latzel). $^{10}/_1$ *Goe* die weiblichen Geschlechtsöffnungen, *D* Darm.

[1]) Fr. Meinert, Danmarks Chilognather. Naturh. Tidsskr. 1868—1869. E. Voges, Beiträge zur Kenntnis der Juliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXI. 1878. E. Haase, Schlesiens Diplopoden. Zeitschr. f. Entom. N. F., H. XI. 1886. E. Metschnikoff, Embryologie der doppelfüßigen Myriopoden (Chilognathen). Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIV. 1874. O. v. Rath, Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Bonn 1886. F. G. Heathcote, The early development of Julus terrestris. Quart. Journ. micr. sc. XXVI. 1886. The postembryonic development of Julus terrestris. Philos. Transact. London 1888. C. Graf Attems, System der Polydesmiden. 2 Theile. Denkschr. Akad. Wien 1898—1899. P. Silvestri, Classis Diplopoda I, in Berlese, Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Portici 1903. K. W. Verhoeff, Die Diplopoden Deutschlands. Leipzig 1915. Vgl. außerdem die Arbeiten von Rossi, Bruntz, Effenberger u. a.

jedem Körperringe in Rücken-, Bauch- und Seitenplatten gegliedert, die aber auch zu einem Ringe verwachsen können. Der Rumpf setzt sich aus gleichgestalteten Körperringen zusammen. Indessen verhalten sich die vorderen vier Rumpfsegmente verschieden (*Fig.* 584), indem das erste beinlos ist, die drei folgenden bloß je ein Beinpaar besitzen. Alle nachfolgenden Körperringe mit Ausnahme der letzten tragen zwei Paare von Extremitäten, so daß man diese Ringe als durch Verschmelzung von je zwei Segmenten entstandene Doppelringe aufzufassen hat, womit auch das Vorkommen von zwei Ganglien der Bauchkette und zwei Stigmenpaaren in denselben übereinstimmt. Die Beine heften sich in der Regel der Mittellinie genähert auf der Bauchfläche an und enden mit einer Klaue sowie borstenförmigen Nebenklauen.

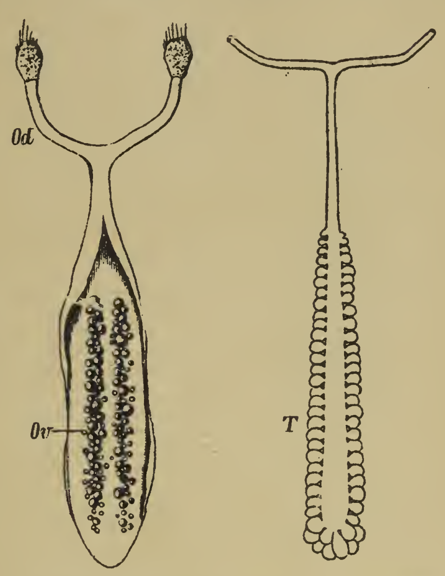


Fig. 585. Geschlechtsorgane von *Glomeris marginata* (nach Fabre).
Od Ovidukt, *Ov* Ovarium, *T* Hoden.

Von den inneren Organen zeigt das Nervensystem außer dem Cerebralganglion eine homonom gegliederte Ganglienkette: nur die drei ersten Ganglienpaare der Bauchkette verschmelzen miteinander. In den zwei Beinpaare tragenden Körperringen liegen je zwei Ganglien. Auch ein System von Eingeweidenerven ist nachgewiesen. Von Sinnesorganen finden sich außer den Augen Riechzapfen an den Antennen und ein ähnlich gestaltetes Sinnesorgan an dem Gnathochilarium, ferner am Kopfe ein Sinnesorgan unbekannter Bedeutung (Tömösvarysches Organ). Der Verdauungskanal durchsetzt mit seltenen Ausnahmen *(Glomeris)* ohne Schlängelungen in gerader Richtung die Länge des Leibes und mündet am letzten Hinterleibsringe aus. Man unterscheidet eine dünne Speiseröhre, vor der zwei Speicheldrüsen münden, sodann einen weiten, sehr langen Mitteldarm, dessen Oberfläche mit kurzen, in die Leibeshöhle hineinragenden Leberdivertikeln besetzt ist, ferner einen Enddarm mit zwei oder vier Malpighischen Gefäßen und kurzem, erweitertem Mastdarm.


Fig. 586.
Larve von *Strongylosoma* (nach Metschnikoff).

Als Zentralorgan des Kreislaufes fungiert ein langgestrecktes, sog. gekammertes Rückengefäß, das eine kurze vordere Aorta sowie in jedem Segmente zwei laterale Gefäße entsendet. Über der Bauchganglienkette findet sich eine supraneurale Lakune. Die Diplopoden atmen durch büschel-

förmige Tracheen, deren Stigmen unter den Basalgliedern der Beine liegen. An den Doppelsegmenten sind je zwei Stigmenpaare vorhanden. Auch finden sich bei vielen Formen am Hüftgliede der Beine ausstülpbare Wärzchen (Ventralsäcke). Die häufig als Stigmen angesehenen Saftlöcher *(foramina repugnatoria)* zu beiden Seiten des Rückens sind Öffnungen von Hautdrüsen, die zum Schutze des Tieres einen unangenehm riechenden Saft entleeren. Bei einer Polydesmide, *Orthomorpha (Fontaria) gracilis*, enthält das Sekret dieser Drüsen freie Blausäure.



Fig. 587. *Polyxenus lagurus* (nach Latzel). $^{20}/_1$

Die Diplopoden sind getrennten Geschlechts. Die Geschlechtsdrüsen (Fig. 585) sind unpaare langgestreckte Schläuche, deren paarige Ausführungsgänge hinter dem 2. Beinpaare am 3. Körpersegmente münden.

Im männlichen Geschlechte sind ein Beinpaar am 7. Körperringe, zuweilen auch 1—3 benachbarte Paare zu Kopulationsfüßen umgewandelt. Bei *Glomeris* finden sich die Kopulationsfüße am Hinterende des Körpers. Sie fehlen den *Polyxeniden*. Die meist größeren Weibchen legen ihre Eier in die Erde. Die ausschlüpfenden Jungen besitzen wenige Segmente und bloß drei Beinpaare (Fig. 586).

Die Diplopoden leben an feuchten Orten unter Steinen am Erdboden, nähren sich von vegetabilischen und wohl auch von abgestorbenen tierischen Stoffen. Viele kugeln sich nach Art der Kugelasseln zusammen oder rollen ihren Leib spiralig ein.

1. Unterordnung. *Pselaphognatha.* Körper weich, mit Haarbüscheln besetzt. Oberlippe frei. Oberkiefer in der Mundhöhle verborgen. Ein Gnathochilarium nicht entwickelt, sondern der Unterkiefer jederseits aus einem kugeligen Basalteil mit Taster bestehend. Die Hüften der Beine weit auseinandergerückt. Kopulationsfüße des Männchens fehlen.



Fig. 588.
a Glomeris marginata (nach C. L. Koch). *b* Untere Mundklappe (Gnathochilarium) von *Iulus terrestris.*

Fam. *Polyxenidae.* Kleine Formen mit nur 11—12 Segmenten. *Polyxenus lagurus* L. Mittel- und Südeuropa (Fig. 587).

2. Unterordnung. *Chilognatha.* Körperbedeckung hart, Oberlippe mit dem Kopfschild verwachsen. Die Unterkiefer bilden das Gnathochilarium. Kopulationsfüße beim Männchen stets vorhanden.

1. Tribus. *Oniscomorpha.* Körper kurz und breit, zum Zusammenkugeln befähigt, aus höchstens 20 Segmenten bestehend. Kopulationsfüße des Männchens am Hinterende des Körpers.

Fam. *Glomeridae.* Zahl der Rumpfsegmente höchstens 14. Saftlöcher median am Rücken gelegen. *Glomeris marginata* Vill. Westeuropa (Fig. 588). *Gl. pustulata* Latr. Mitteleuropa. *Sphaerotherium elongatum* Brdt. Kap.

2. Tribus. *Helminthomorpha.* Körper meist langgestreckt, 19 bis über 100 Rumpfsegmente aufweisend. Beim Männchen stets wenigstens ein Beinpaar des 7. Ringes oder auch noch benachbarte Beinpaare zu Kopulationsfüßen umgewandelt.

Fam. *Polydesmidae.* Rumpfsegmente 19—20. Körper meist flachgedrückt. Augen und Ventralsäcke fehlen. Nur das erste Beinpaar des 7. Ringes beim Männchen zu Kopulationsfüßen umgebildet. *Strongylosoma pallipes* Ol., *Orthomorpha (Fontaria) gracilis* C. L. Koch. Viti-Inseln, Südamerika; auch in Gewächshäusern in Europa gefunden. *Polydesmus complanatus* L. Mitteleuropa. *Brachydesmus subterraneus* Hell.. Höhlen des Karstes. Krain.

Fam. *Chordeumatidae.* Körper zylindrisch, mit 26—32 Rumpfsegmenten. Saftlöcher fehlen. 1—4 Paare von Kopulationsfüßen. *Chordeuma silvestre* C. L. Koch. Mitteleuropa.

Fam. *Lysiopetalidae.* Segmente zahlreich, Körperform zylindrisch, 1. Beinpaar des 7. Ringes beim Männchen zu Kopulationsorganen umgewandelt. *Lysiopetalum carinatum* Brdt. Dalmatien.

Fam. *Iulidae.* Körper zylindrisch mit zahlreichen Segmenten. Ventralsäcke fehlen stets. Beide Beinpaare des 7. Ringes zu Kopulationsfüßen umgewandelt. *Blaniulus venustus* Mein. Österreich. *Unciger foetidus* C. L. Koch, *Iulus terrestris* L. (Fig. 583), *Schizophyllum sabulosum* L. Europa. *Pachyiulus fuscipes* C. K. Koch. Istrien. *P. flavipes* C. K. Koch. Dalmatien. *Spirobolus maximus* Brdt. Bis 12 *cm* lang. Brasilien.

Fam. *Polyzoniidae.* Mundteile verkümmert. Beim Männchen das 1. Beinpaar des 7. Ringes und 2. Beinpaar des 8. Ringes zu Kopulationsorganen umgebildet. *Polyzonium germanicum* Brdt. Österreich, Rußland, Deutschland.

II. Unterklasse. Chilopoda.[1])

Eutracheaten von meist flachgedrücktem Körper, mit zahlreichen gleichgebildeten beintragenden Segmenten, mit zwei Maxillenpaaren und einem Maxillarfußpaar, mit nur einem Extremitätenpaar an einem Körperringe. Genitalöffnungen hinten am vorletzten Segmente.

Die früher mit den Diplopoden und verwandten Gruppen als Myriapoden vereinigten Chilopoden zeigen trotz der Ähnlichkeit in der Körperbildung in ihrem Bau so viele Abweichungen von ersteren, andererseits so vielfache Übereinstimmung mit den Insekten, daß sie am besten als besondere Unterklasse im System eingeordnet werden.

[1]) Außer der bei den Myriapoden zit. Lit. vgl. G. Newport, Monograph of the class Myriopoda, order Chilopoda. Transact. Linn. Soc. XIX. 1845. Fr. Meinert, Danmarks Scolopendrer og Lithobier. Naturh. Tidsskr. Kopenhagen. 3. R. V. 1868. E. Metschnikoff, Embryologisches über Geophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXV. 1875. N. Zograf, Anatomie von Lithobius forficatus (russ.). Schrift. d. Ges. d. Freunde d. Naturw. etc. Moskau 1880. E. Haase, Schlesiens Chilopoden. Breslau 1880—1881. Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden. Zool. Beitr. I. Breslau 1885. C. Herbst, Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Bibl. Zool. IX. 1891. O. Duboscq, Recherches sur les Chilopodes. Arch. zool. expér. 1898. R. Heymons, Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zool. XXXIII. 1901. K. Verhoeff, Über die Entwickelungsstufen der Steinläufer etc. Zool. Jahrb. Suppl. VIII. 1905.

Der Kopf (Fig. 589, 590) trägt lange faden- oder borstenförmige Fühler sowie einfache oder gehäufte Napfaugen, die bei *Scutigera* zu einem Komplexauge vereinigt sind. Hinter der Oberlippe folgen ein Paar tasterloser Mandibeln sowie zwei Paare von Maxillen, von denen die vorderen eine Lade und kurzen Taster aufweisen, die hinteren zu einer tastertragenden Unterlippe gestaltet sind (Fig. 591). Der langgestreckte, meist flachgedrückte Leib ist homonom gegliedert und baut sich aus 15 bis 173 beintragenden Segmenten auf. Er wird von einer glatten Chitinhaut bekleidet, welche in jedem Segment in einen durch weiche Zwischenhäute verbundenen Bauch- und Rückenschild differenziert ist. Zuweilen entwickeln sich einige der Rückenschilder umfangreicher und überdecken

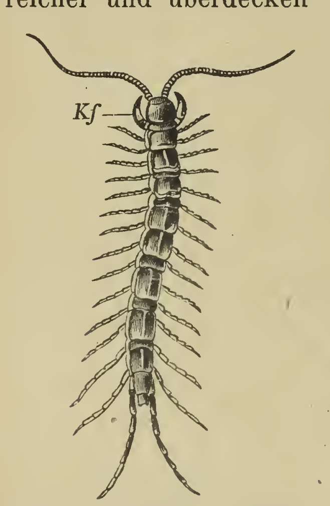


Fig. 589. *Lithobius forficatus* (nach C. L. Koch). $^{1 \cdot 4}/_1$
Kf Kieferfuß.

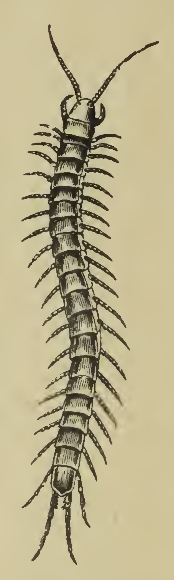


Fig. 590. *Scolopendra morsitans.* $^1/_3$

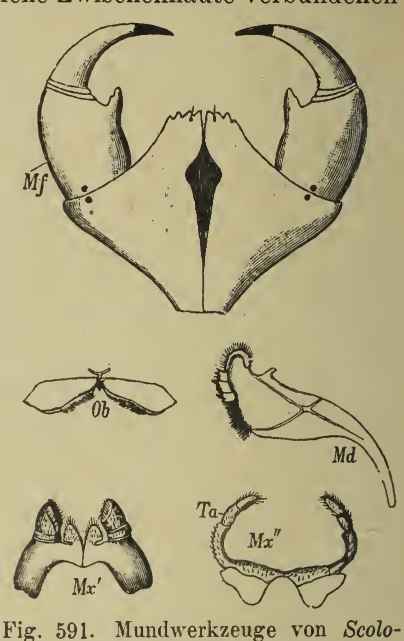


Fig. 591. Mundwerkzeuge von *Scolopendra* (nach Stein).
Ob Oberlippe, *Md* Mandibel, *Mx′* erste, *Mx″* zweite Maxille, *Ta* Taster, *Mf* Maxillarfuß.

die kleinen dazwischen gelegenen Segmente dachziegelförmig. Niemals übersteigt die Zahl der Beinpaare die der Körperringe. Das vordere Beinpaar des Rumpfes rückt überall als ein Paar Kieferfüße an den Kopf heran und bildet durch die Verwachsung seiner Hüftteile eine mediane ansehnliche Platte, an der rechts und links die großen viergliedrigen Raubfüße mit Endklaue und Giftdrüse hervorstehen. Die übrigen Beinpaare entspringen an den Seiten der Leibesringe, das letzte, häufig verlängerte Paar (Analbeine, Schleppbeine) streckt sich weit nach hinten über das stets fußlose Endsegment hinaus. Die Beine enden mit einer Kralle.

Das Nervensystem besteht aus dem Gehirn und einer homonom gegliederten Bauchganglienkette. Auch Eingeweidenerven, ähnlich jenen bei Insekten, sind nachgewiesen. Der Darmkanal durchsetzt in gerader Richtung den Körper und mündet am letzten Körpersegmente aus. In die

Mundhöhle ergießt sich das Sekret zweier Speicheldrüsen. Der Darm gliedert sich in eine dünnere Speiseröhre, einen weiten langen Mitteldarm und einen Enddarm, an dessen Anfang zwei Malpighische Gefäße einmünden. Als Zentralorgan des Kreislaufes fungiert ein langes sog. gekammertes Rückengefäß; es entsendet laterale Arterienpaare sowie eine vordere, in drei Äste sich teilende Kopfaorta (Fig. 592), deren seitliche bogenförmige Äste sich unterhalb des Schlundes zur Bildung eines Supraneuralgefäßes vereinigen. Die Chilopoden atmen durch Tracheen, welche an fast allen oder nur wenigen Segmenten in den seitlichen Verbindungs-

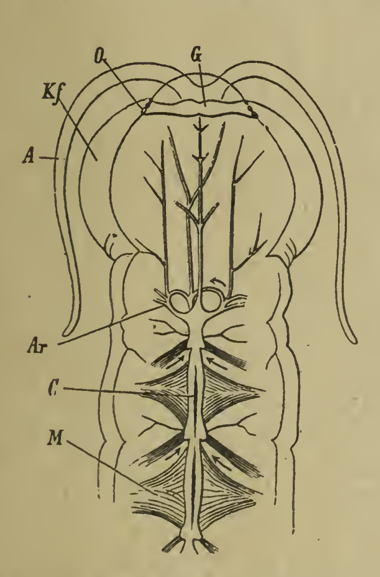


Fig. 592. Kopf und vordere Segmente von *Scolopendra* (nach Newport).
G Gehirn, *A* Antennen, *Kf* Kieferfuß, *C* Herz, *M* sog. Flügelmuskeln des Herzens, *O* Augen, *Ar* Arterien.

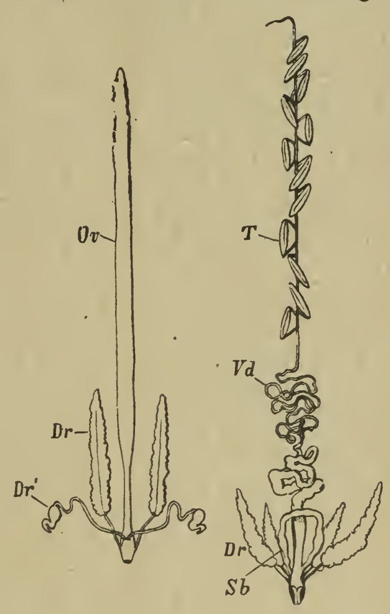


Fig. 593. Geschlechtsorgane von *Scolopendra cingulata* (nach Fabre).
Ov Ovarium, *Sb* Samenblase, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *Dr* Anhangsdrüsen, *Dr'* Receptacula seminis.

häuten zwischen Rücken- und Bauchplatten in Stigmen ausmünden und ähnlich wie bei Insekten anastomosieren können. Bei *Scutigera* liegen die Stigmen in der Medianlinie an den Rückenplatten und führen in Taschen, von denen eine große Zahl einfacher Tracheenröhren ausstrahlen. Besondere Hautdrüsen finden sich am Kopf und im ersten Rumpfsegmente, am Aftersegmente sowie den Hüftgliedern der vier bis fünf letzten Beinpaare, endlich an den Bauchschildern; das Sekret der an letzteren ausmündenden Bauchdrüsen leuchtet zuweilen *(Geophiliden)*. Die Geschlechter sind getrennt. Die Geschlechtsdrüsen sind langgestreckte unpaare Schläuche (Fig. 593), deren einfacher, mit Drüsen ausgestatteter Ausführungsgang ventral am vorletzten Körpersegmente ausmündet.

Die Weibchen legen Eier ab. Die ausschlüpfenden Jungen besitzen bereits sieben *(Lithobius, Scutigera)* oder sämtliche Gliedmaßenpaare

(Scolopendra, Geophilus.) Die Chilopoden nähren sich durchwegs von Tieren, welche sie mit den Kieferfüßen beißen und durch das in die Wunde einfließende Sekret der Giftdrüse töten. Einzelne tropische Arten können bei ihrer bedeutenden Körpergröße selbst den Menschen gefährlich verletzen.

Fam. *Geophilidae.* Körper sehr lang, wurmförmig. Augen fehlen. Fühler kurz. Analbeine kurz. Bauchschilder in der Regel von den Poren der Bauchdrüsen durchbohrt. *Geophilus ferrugineus* C. L. Koch, *G. electricus* L., mit Leuchtvermögen. Mitteleuropa. *Himantarium gabrielis* L. Südeuropa.

Fam. *Scolopendridae.* Körper langgestreckt. Augen 1—4, zuweilen fehlend. Fühler kurz, Analbeine kräftig. Zahl der Stigmen 9—10. *Scolopendra cingulata* Latr. Südeuropa. *Sc. morsitans* L. Nordafrika, Kleinasien (Fig. 590). *Sc. gigantea* L. Ostindien. *Cryptops hortensis* Leach. Mitteleuropa.

Fam. *Lithobiidae.* Körper mäßig lang, meist mit mehreren oder zahlreichen, aggregierten Augen. Fühler verhältnismäßig lang. Zahl der Beinpaare konstant 15. Einzelne Rückenplatten entwickeln sich zu einer besonderen Größe. *Lithobius forficatus* L. Europa, Amerika (Fig. 589).

Fam. *Scutigeridae.* Körper kurz, gedrungen, mit 15 beintragenden Segmenten. Augen groß, sind Komplexaugen. Fühler sehr lang. Beine lang, die hinteren an Länge zunehmend. Nur 8 Rückenschilder. *Scutigera coleoptrata* L. Mittel- und Südeuropa.

III. Unterklasse. Apterygogenea.[1])

Eutracheaten mit behaarter (beschuppter) Körperbedeckung, in der Regel mit beißenden Mundteilen, mit dreigliedrigem, drei Beinpaare tragendem Thorax und zwölf- bis sechsgliedrigem Abdomen, welches Gliedmaßenreste aufweist und meist mit borstenförmigen Fäden endet oder einen ventralen Springapparat besitzt.

---

[1]) Außer Nicolet, Meinert, Sommer, Verhoeff, Bruntz, Schepotieff, Börner, Tullberg vgl. J. Lubbock, Monograph of the Collembola and Thysanura. London 1873. J. T. Oudemans, Beiträge zur Kenntnis der Thysanura und Collembola. Amsterdam 1887. N. Nassonow, Zur Morphologie der niedersten Insekten Lepisma, Campodea und Podura. Schrift. d. Ges. d. Freunde d. Naturw. etc. Moskau 1887 (russ.). B. Grassi, I Progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. VII. Atti Accad. Linc. Roma 1888. E. Haase, Die Abdominalanhänge der Insekten. Morph. Jahrb. XV. 1889. R. v. Stummer-Traunfels, Vergleichende Untersuchungen über die Mundwerkzeuge der Thysanuren und Collembolen. Sitzgsber. Akad. Wien. 1891. R. Heymons, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII. 1897. R. u. H. Heymons, Die Entwicklungsgeschichte von Machilis. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905. A. Claypole, The Embryology and Oogenesis of Anurida maritima. Journ. Morph. XIV. 1898. H. Uzel, Studien über die Entwickelung der apterygoten Insekten. Berlin 1898. J. W. Folsom, The Development of the Mouth-Parts of Anurida. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XXXVI. 1900. S. Prowazek, Bau und Entwicklung der Collembolen. Arb. Zool. Inst. Wien. XII. 1900 V. Willem, Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mém. cour. Acad. Belg. 1900. A. Lécaillon, Recherches sur l'ovaire des Collemboles. Arch. Anat. micr. Paris 1901. R. W. Hoffmann, Über den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus L. etc. Zool. Anz. 1904. Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus L. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXIX. 1908. K. Escherich, Das System der Lepismatiden. Zoologica. XLIII. 1904. A. D. Imms, Anurida. Liverpool Mar. Biol. Comm.

Die Apterygogenen, früher zu den Insekten gestellt, werden ihrer zahlreichen Eigentümlichkeiten wegen am besten als besondere Eutracheatengruppe abzutrennen sein. Sie bieten in *Campodea* einerseits Anschlüsse an Symphylen *(Scutigerella)* unter den Myriapoden, andererseits in den Ectognatha einen Formtypus, welcher Charaktere der ungeflügelten Stammformen der Insekten zeigt. Ob die Apterygogenen eine einheitliche Gruppe bilden, erscheint jedoch zweifelhaft.

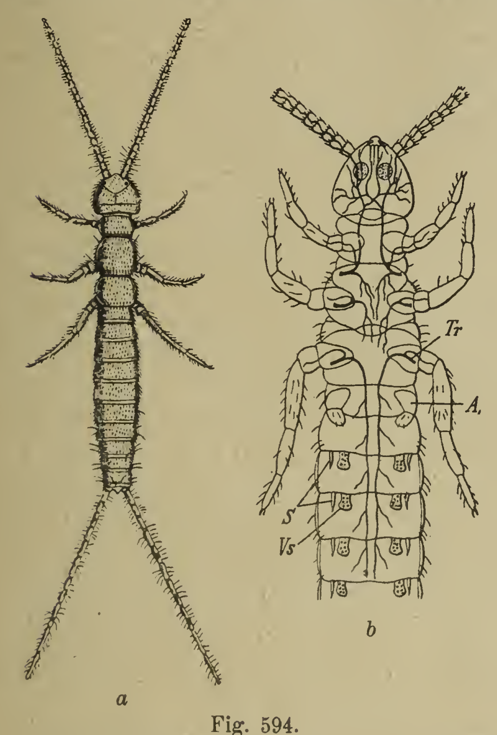


Fig. 594.

a Campodea staphylinus (nach Lubbock). 10/1 *b* Vordere Körperhälfte in Ventralansicht (nach Haase). *A*, rudimentäres 1. Abdominalbein, *S* Griffel, *Tr* Tracheen, *Vs* Ventralsäcke.

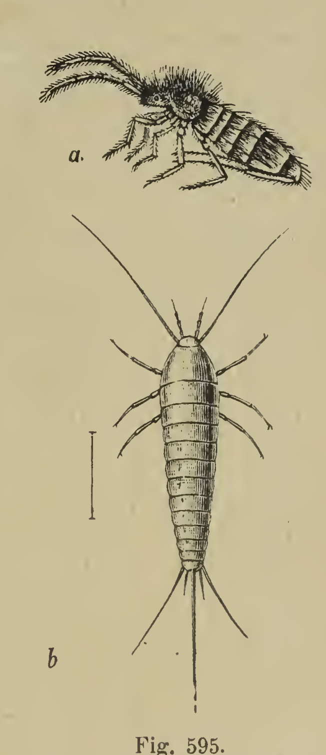


Fig. 595.

a Orchesella (Podura) villosa, 7/1 *b Lepisma saccharina* (aus règne animal).

Der Kopf (Fig. 594, 595) trägt in der Regel lange Fühler und selten größere *(Machilis, Lepisma)* Facettenaugen; meist sind letztere reduziert oder fehlen. Oft sind auch Stirnaugen vorhanden. Die Mundteile sind kauend, selten zum Stechen modifiziert und liegen frei *(Ectognatha)* oder in einem Atrium eingezogen *(Entognatha)*. Sie bestehen aus Mandibeln und zwei Maxillenpaaren, welche bei den *Ectognatha* wohlentwickelte Taster tragen, während bei den *Entognatha* die Taster rudimentär bleiben oder

Mem. 1906. F. Silvestri, Descrizione di un nuovo genere d' insetti apterigoti. Boll. Lab. Zool. I. Portici 1907. A. Berlese, Monografia dei Myrientomata. Redia VI. 1910. M. Rimsky-Korsakow, Über die systematische Stellung der Protura. Zool. Anz. 1911. J. Philiptschenko, Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. Zeitschr. f. wiss. Zool. CIII. 1912. H. Prell, Deutsche Proturen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1913.

fehlen. Dazu kommt ein Hypopharynx. Eine zuweilen beobachtete embryonale Gliedmaßenanlage eines Vorkiefersegmentes (Intercalarsegmentes) soll sich bei *Campodea* in einem präoral gelegenen Intercalarlappen erhalten. Der Thorax setzt sich aus drei Segmenten zusammen, von denen jedes ein Beinpaar trägt. Das Abdomen ist bei den *Protura* 12 gliedrig, bei den *Campodeideen* und *Ectognatha* 10—11 gliedrig und endet meist mit gegliederten Fäden oder mit Zangen (Cerci). Seine Segmente besitzen zumeist vorstülpbare Ventralsäcke und griffelförmige Anhänge (Fig. 596), Bildungen, die den Ventralsäcken und Coxalgriffeln von *Scutigerella* homolog und als Reste von Abdominalgliedmaßen aufzufassen sind. Bei den *Collembolen* ist das Abdomen nur sechsgliedrig und trägt ventral am 5. (4.) Segmente eine Springgabel, vor welcher am 3. Segmente ein als Hamulus bezeichnetes Gebilde (beides Extremitätenreste) liegt. Überdies ist oft am 1. Abdominalsegment ein sog. Ventraltubus (gleichfalls Extremitätenrest) mit zwei vorstülpbaren Ventralsäcken vorhanden, der als Haftapparat dient.

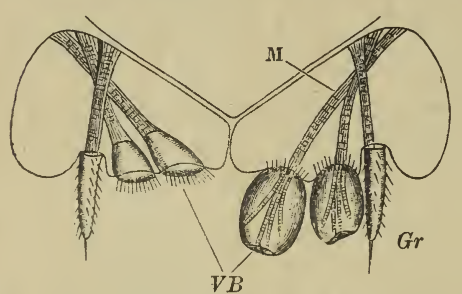


Fig. 596. Ventralschild eines Abdominalsegmentes von *Machilis maritima* (nach Oudemans).

VB Vorstülpbare Bläschen (Ventralsäcke), *M* ihre Muskeln, *Gr* Griffel.

Der geradeverlaufende Darmkanal läßt bei *Collembolen* und *Campodeiden* Malpighische Gefäße vermissen. Das Herz ist ein sog. gekammertes Rückengefäß, welches durch das Abdomen bis in das zweite Thorakalsegment reicht und hier in eine Aorta übergeht. Das Tracheensystem, bei *Japyx* mit Längsstämmen (Fig. 135), ist zuweilen auf drei *(Campodea)* (Fig. 594 *b*) oder zwei *(Eosentomon)* Büscheltracheen im Thorax beschränkt; es fehlt den *Acerentomiden* und Collembolen, ausgenommen *Sminthurus*, dem ein Paar Tracheenbüschel im Prothorax zukommt. Für *Japyx* werden vier Stigmenpaare am Thorax angegeben. Die paarigen Genitaldrüsen, welche bei den *Ectognatha* wie bei Insekten in einzelne Schläuche gegliedert sind, münden gemeinsam ventral am vor- oder drittletzten Abdominalsegment. Beim Weibchen ist ein Receptaculum seminis vorhanden. Zuweilen sind Genitalanhänge (Gonapophysen) ausgebildet. Parthenogenese ist bei *Machilis* beobachtet. Die Entwicklung ist direkt; bei *Lepisma* kommt es zur Bildung eines mittels Porus (Amnionporus) geöffneten Amnions.

Die Apterygogenea leben an feuchten dunklen Orten, einige *Lepismatiden* in Ameisen- oder Termitenbauten, und ernähren sich von organischem Detritus.

1. Ordnung. **Entognatha.**

Apterygogenea mit in einem Atrium eingezogenen Mundteilen. Taster rudimentär oder fehlend.

Die Entognathen schließen sich mit *Campodea* an die Symphylen an; die *Collembolen* stellen eine spezialisierte, mit Sprungvermögen ausgestattete Gruppe vor.

1. Unterordnung. *Campodeidea.* Entognathen von langgestrecktem Körper, Abdomen 10gliedrig, mit Cerci. Thoraxsegmente gleich. Tarsen eingliedrig. Augen fehlen.

Fam. *Campodeidae.* Cerci fadenförmig. Am 1. Abdominalsegment ein rudimentäres Bein, an den folgenden Ventralsäcke und Griffel. *Campodea staphylinus* Westw. (Fig. 594). Europa.

Fam. *Japygidae.* Cerci zangenförmig (Fig. 135). Ventralsäcke fehlen meist. *Japyx gigas* Burm., Kleinasien. *J. solifugus* Halid. Südeuropa, Algier.

2. Unterordnung. *Protura.* Entognathen von langgestrecktem Körper. Kopf klein, ohne Antennen. Mundteile saugend. Erster Brustfuß tasterartig nach vorn gerichtet. Abdomen 12gliedrig, die drei ersten Abdominalsegmente mit rudimentären Füßen. Cerci fehlen.

Fam. *Acerentomidae.* Tracheen fehlen. Die zwei hinteren Abdominalfußpaare stummelförmig. *Acerentomon doderoi* Silv. Mitteleuropa bis Oberitalien. *Acerentulus confinis* Berl. Nord- und Mittelitalien.

Fam. *Eosentomidae.* Tracheensystem vorhanden, mit zwei Stigmenpaaren am Thorax. Alle Abdominalfüße gleich ausgebildet. *Eosentomon transitorium* Berl. Von Norwegen bis Oberitalien (Fig. 597). *E. (Protapteron) indicum* Schepotieff. Malabarküste.

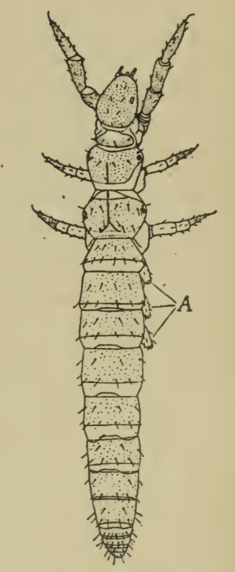


Fig. 597. *Eosentomon transitorium* (nach Berlese). 50/1 *A* Abdominalfüße.

3. Unterordnung. *Collembola.* Entognathen von gedrungenem Körper. Abdomen mit sechs zuweilen verschmolzenen Segmenten, in der Regel mit Springapparat. Erstes Thorakalsegment klein. Tarsen eingliedrig.

Fam. *Poduridae.* Körper gedrungen-zylindrisch. Springapparat kurz oder fehlt. *Aphorura fimetaria* L., *Anurida maritima* Guér., *Podura aquatica* L. Europa.

Fam. *Entomobryidae.* Körper zylindrisch mit langem Springapparat. Antennen lang. *Orchesella cincta* L., *O. villosa* Geoffr. (Fig. 595 *a*). *Entomobrya (Degeeria) nivalis* L., Schneefloh. *Tomocerus plumbeus* L., *Isotoma saltans* Ag. *(Desoria glacialis* Nic.), Gletscherfloh. Europa.

Fam. *Sminthuridae.* Körper fast kugelig, mit Springapparat. Tracheen vorhanden. *Sminthurus fuscus* Geer. Europa.

2. Ordnung. **Ectognatha (Thysanura).**

Apterygogenea mit freiliegenden Mundteilen und wohlentwickelten Tastern.

Die Ectognathen erinnern im Bau an die Orthopteren, zu denen sie hinüberführen. Ihr gestreckter Körper ist dicht mit metallisch glänzenden Schuppen bedeckt. Fühler borstenförmig. Tarsen der Brustfüße 2—3gliedrig.

Das 11 gliedrige Abdomen mit drei Schwanzborsten (zwei Cerci und mediane Borste des Endsegments). Facettenaugen vorhanden.

Fam. *Lepismatidae.* Hinterleib ohne Springorgan. Ventralsäcke fehlen. *Lepisma saccharina* L., Zuckergast, Silberfischchen (Fig. 595 *b*). Weit verbreitet. *Thermobia domestica* Pack. Europa, Nordamerika, Asien. *Atelura formicaria* Heyd. Lebt in Ameisenhaufen. Mitteleuropa. *Nicoletia* Gerv.

Fam. *Machilidae.* Hinterleib mit Springorgan. Ventralsäcke vorhanden. *Machilis polypoda* L. Europa. *M. maritima* Leach, an den Meeresküsten.

IV. Unterklasse. Insecta (Pterygogenea, Hexapoda), Insekten.[1]

Geflügelte Eutracheaten mit drei Beinpaaren an dem dreigliedrigen Thorax, mit fußlosem, 9—10 gliedrigem Abdomen.

Der Körper der Insekten bringt die drei als Kopf, Brust und Hinterleib unterschiedenen Leibesregionen am schärfsten zur Sonderung. Auch erscheint die Zahl der zur Bildung des Körpers verwendeten Segmente und Gliedmaßen fixiert, indem im Kopf mit seinen vier Gliedmaßenpaaren mindestens vier Rumpfsegmente einbezogen sind (beim Embryo wird auch noch ein Vorkiefer- oder Intercalarsegment unterschieden), die Brust oder

[1]) J. Swammerdam, Bibel der Natur. Leipzig 1752. R. de Reaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. 6 vols. Paris 1734—1742. Ch. Bonnet, Traité d'Insectologie. 2 vols. Paris 1745. A. Rösel von Rosenhof, Insektenbelustigungen. Nürnberg 1746—1761. Ch. de Geer, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. 8 vols. 1752—1776. P. A. Latreille, Histoire naturelle des Crustacés et des Insectes. 14 vols. Paris 1802—1805. J. C. Savigny, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. Paris 1816. L. Dufour, Recherches anatomiques etc. Ann. sc. natur. 1824—1858. H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Halle 1832. J. O. Westwood, An Introduction to the modern Classification of Insects. 2 vols. London 1839—1840. J. Lubbock, Origin of Insects. 1874. Fr. Brauer, Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenztheorie. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1869 u. 1878. Systematisch-zoologische Studien. Sitzgsber. Akad. Wien. 1885. H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893. A. S. Packard, A Textbook of Entomology. New-York 1898. J. H. Comstock and J. G. Needham, The wings of Insects. Americ. Nat. 1898—1899. R. Leuckart, Ueber die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekten. Arch. f. Anat. u. Phys. 1855. J. A. Palmén, Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors 1877. Ed. Brandt, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem etc. Horae Soc. Entom. Ross. 1879. Fr. Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864, mit Atlas. V. Graber, Die chordotonalen Organe und das Gehör der Insekten. Arch. mikr. Anat. XX, XXI. 1882—1883. Fr. Will, Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLII. 1885. O. vom Rath, Ueber die Hautsinnesorgane der Insekten. Ebenda. XLVI. 1888. H. Landois, Die Ton- und Stimmapparate der Insekten. Ebenda. XVII. 1867. W. A. Nagel, Vergl. physiol. und anatom. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn etc. Bibl. Zool. XVIII. 1894. R. Heymons, Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abh. Akad. Berlin. 1895. Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morph. Jahrb. XXIV. 1896. J. Regen, Neue Beobachtungen über die Stridulationsorgane der saltatoren Orthopteren. Arb. zool. Inst. Wien. XIV. 1903. J. Gross, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. XVIII. 1903. F. Voss, Über den Thorax von Gryllus domesticus etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1905—1912.

der Thorax aus drei, das Abdomen gewöhnlich aus neun oder zehn (ursprünglich elf) Segmenten besteht (Fig. 598). Zuweilen beteiligt sich jedoch auch das erste Abdominalsegment (segment entremédiaire) an der Bildung des Thorax *(Hymenoptera apocrita)*.

Der Kopf bildet eine ungegliederte Kapsel, an der man verschiedene Regionen nach Analogie des Wirbeltierkopfes als Gesicht, Stirn, Wange, Kehle, Scheitel, Hinterhaupt etc. unterscheidet. Die obere Seite des Kopfes wird seitlich von den Facettenaugen eingenommen und trägt Fühler, an der unteren inserieren sich in der Umgebung des Mundes die drei Paare von Mundgliedmaßen. Die vordersten Gliedmaßen, die Fühler, bilden bei den Insekten eine einfache Gliederreihe, variieren aber in Form und Größe sehr mannigfach. Sie entspringen gewöhnlich auf der Stirn und dienen nicht nur zum Tasten, sondern vornehmlich als Spür- oder Geruchsorgane. Man unterscheidet zunächst *gleichmäßige* (mit gleichartig gestalteten Gliedern) und *ungleichmäßige* Fühlhörner (Fig. 599). Erstere erscheinen borstenförmig, fadenförmig, schnurförmig, gesägt, gekämmt; die ungleichmäßigen Fühlhörner, an welchen besonders die Wurzelglieder und die Endglieder eine veränderte Gestalt besitzen, sind am häufigsten keulenförmig, geknöpft, gelappt, ge-

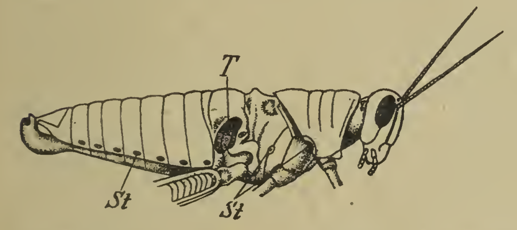


Fig. 598. Seitenansicht von *Acridium aegyptium (tartaricum)* (nach Fischer). $^1/_1$
T Tympanalorgan, *St* Stigmen.

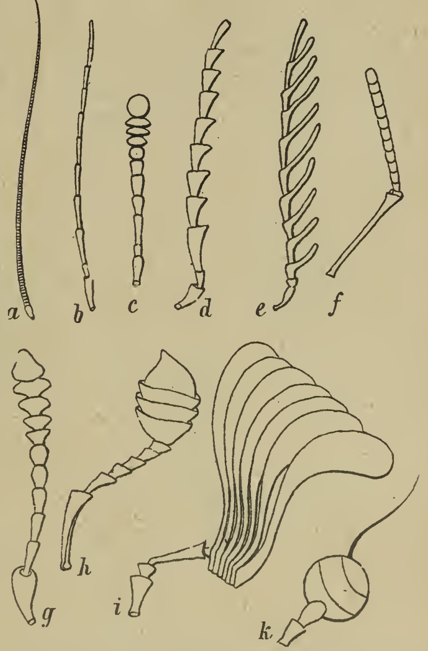


Fig. 599. Verschiedene Antennenformen (nach Burmeister).
a Borstenförmige Antenne von *Locusta*, *b* fadenförmige von *Carabus*, *c* schnurförmige von *Tenebrio*, *d* gesägte von *Elater*, *e* gekämmte von *Ctenicera*, *f* gebrochene von *Apis*, *g* keulenförmige von *Silpha*, *h* geknöpfte von *Necrophorus*, *i* durchblätterte von *Melolontha*, *k* Fühler mit Borste von *Sargus*.

J. Schwabe, Beiträge zur Morphologie u. Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica. L. 1906. A. Handlirsch, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der recenten Formen. Leipzig 1906—1908. P. Wytsman, Genera Insectorum. Brüssel 1902 (im weiteren Erscheinen begriffen). W. Ritter, The flying Apparatus of the Blow-Fly. Smiths. Misc. Coll. Washington 1911. A. Berlese, Gli Insetti. 2 Bde. Milano 1909—1914. Chr. Schröder, Handbuch der Entomologie. Jena 1912 (im Erscheinen). Vgl. außerdem die Arbeiten von Kowalevsky, Grenacher, Cuénot, Schenck, Popovici-Baznoşanu u. a.

brochen. Im letzteren Falle ist das erste oder zweite Glied als *Schaft* verlängert und die Reihe der nachfolgenden kürzeren Glieder als *Geißel* winkelig abgesetzt *(Apis)*.

An der Bildung der Mundwerkzeuge nehmen Anteil: die Oberlippe *(labrum)*, die Oberkiefer *(mandibulae)*, die Unterkiefer *(maxillae)*, die Unterlippe *(labium)* (Fig. 600). Die Oberlippe ist eine am Kopfschilde *(Clypeus)* meist bewegliche Platte, welche die Mundöffnung von oben bedeckt. Unterhalb der Oberlippe entspringen rechts und links die Mandibeln (Oberkiefer), zwei stets tasterlose kräftige Kauladen, welche jeglicher Gliederung entbehren. Komplizierter sind die Maxillen (Unterkiefer) gebaut, welche bei ihrer reicheren Gliederung eine vielseitigere, aber

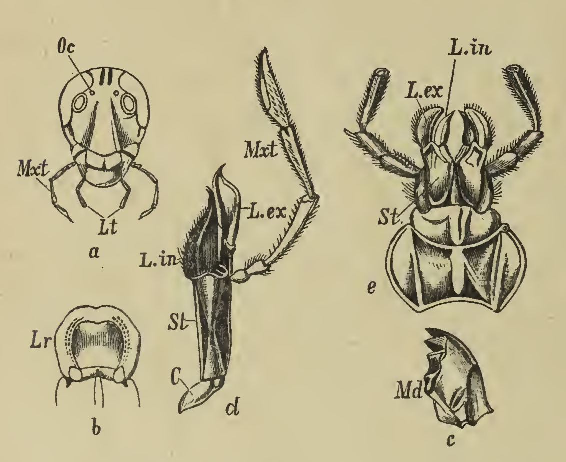


Fig. 600. Mundteile einer *Blattide* (nach Savigny).

a Kopf von vorne. *Oc* Ocellen, *Mxt* Maxillartaster, *Lt* Lippentaster. — *b* Oberlippe (Labrum *Lr*). — *c* Mandibel *(Md)*. — *d* Maxille. *C* Cardo, *St* Stipes, *L. in* Lobus internus, *L. ex* Lobus externus. — *e* Unterlippe deutlich aus zwei Hälften zusammengesetzt.

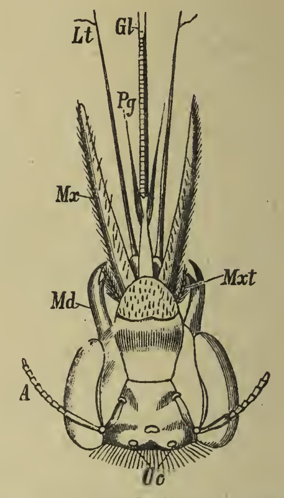


Fig. 601. Mundteile von *Anthophora retusa* (nach Newport).

A Antennen, *Oc* Nebenaugen, *Md* Mandibeln, *Mx* Maxille, *Mxt* Maxillartaster, *Lt* Labialtaster, *Gl* Glossa, Zunge, *Pg* Paraglossae.

schwächere Leistung beim Kaugeschäft übernehmen. Man unterscheidet an der Maxille ein kurzes Basalglied *(cardo)*, einen Stiel oder Stamm *(stipes)* mit einem äußeren Schuppengliede *(squama palpigera)*, welchem ein mehrgliedriger Taster *(palpus maxillaris)* aufsitzt, ferner am oberen Rande des Stammes zwei zum Kauen dienende Platten als äußere und innere Laden *(lobus externus, internus)*. Die Unterlippe entspringt an der Kehle und wird von einem zweiten Paar von Maxillen gebildet, deren Teile in der Mittellinie an ihrem Innenrande verschmolzen sind. Selten bleiben alle Abschnitte des Unterkieferpaares an der Unterlippe nachweisbar *(Orthopteren, Blattodea)* (Fig. 600). Meist ist die Unterlippe auf eine einfache Platte mit zwei seitlichen Lippentastern *(palpi labiales)* reduziert. An der Unterlippe der Orthopteren unterscheidet man ein unteres an der Kehle befestigtes Unterkinn *(submentum)* von einem nachfolgenden, die

beiden Taster tragenden Abschnitte, dem Kinn *(mentum)*, auf dessen Spitze sich die Lippe oder Zunge *(glossa)* zuweilen noch mit Nebenzungen *(paraglossae)* erhebt. Das Unterkinn entspricht nachweisbar den verschmolzenen Angelgliedern, das Kinn den verschmolzenen Stielen, die einfache oder zweispaltige Zunge den inneren Laden, die Nebenzungen den äußeren Laden. Mediane, zuweilen Mundteilen ähnlich entwickelte Hervorragungen innen von der Unterlippe werden als *Hypopharynx* (Innenlippe, *Endolabium)* unterschieden.

Im Gegensatze zu den beschriebenen *kauenden* oder *beißenden* Mundteilen treten da, wo flüssige Nahrung aufgenommen wird, so auffallende Umformungen einzelner oder aller Mundteile ein, daß erst der Scharfblick von Savigny ihre morphologische Übereinstimmung nachzuweisen vermochte. Den *Beißwerkzeugen*, welche sich bei den *Coleopteren*, *Neuropteren*, *Orthopteren* etc. finden, schließen sich am nächsten die Mundteile der *Hymenopteren* an, die als *leckende* bezeichnet werden können (Fig. 601). Oberlippe und Mandibeln stimmen mit den Kauwerkzeugen überein, dagegen sind Maxillen und Unterlippe mehr oder minder beträchtlich verlängert und zum Lecken und Aufsaugen von Flüssigkeiten umgebildet. *Saugende* Mundwerkzeuge treten bei den *Lepidopteren* auf, deren Maxillen sich zu einem *Rollrüssel* zusammenlegen, während die übrigen Teile mehr oder minder verkümmern (Fig. 602). Die *stechenden* Mundteile der *Dipteren* und *Rhynchoten* endlich besitzen ebenfalls einen meist aus der Unterlippe hervorgegangenen Saugapparat, aber zugleich stilettförmige Waffen, vermittels deren sie sich Zugang zu den aufzusaugenden Nahrungsflüssigkeiten verschaffen (Fig. 603, 604). Als solche erscheinen sowohl die Mandibeln als die Unterkiefer, selbst der Hypopharynx in zahlreichen Modifikationen verwendet. Da diese Stechwaffen aber auch vollständig verkümmern oder wenigstens funktionsunfähig werden können, so begreift es sich, daß zwischen stechenden und saugenden Mundteilen keine scharfe Grenze zu ziehen ist. Es gibt jedoch noch eine große Zahl von Modifikationen saugender und stechender Mundteile *(Trichoptera, Siphonaptera)*, die noch durch abweichende Gestaltungsverhältnisse der Larvenmundteile vermehrt werden *(Osmylus, Myrmeleon)*. Nicht selten weichen letztere dann, der

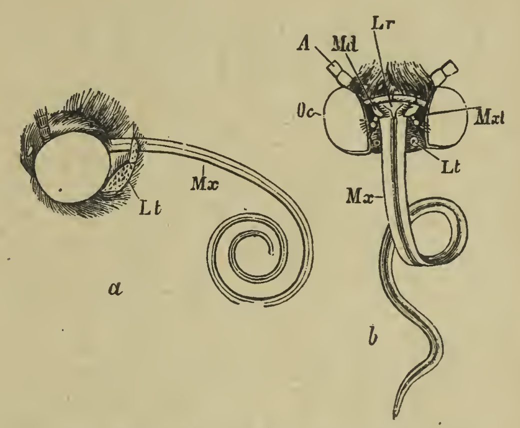


Fig. 602. Mundteile von Schmetterlingen (nach Savigny).

a von *Zygaena*, *b* von *Noctua*. *A* Antenne, *Lr* Oberlippe, *Md* Mandibel, *Mx* Maxille, *Mxt* Maxillartaster, *Lt* Labialtaster, in *b* abgeschnitten, *Oc* Facettenaugen.

Ernährungsweise entsprechend, von denen der ausgebildeten Form ab und es vollzieht sich die Umwandlung während des Puppenlebens.

Der zweite Hauptabschnitt des Insektenleibes, der *Thorax,* zeichnet sich durch mächtige Entwicklung und große Festigkeit aus. Er verbindet sich mit dem Kopfe durch einen engen Halsteil und besteht aus drei mehr oder weniger fest verbundenen Segmenten, welche die drei Beinpaare und auf der Rückenfläche mit Ausnahmen zwei Flügelpaare tragen. Diese Segmente, *Prothorax, Mesothorax* und *Metathorax,* setzen sich in der Regel aus mehrfachen, durch Nähte verbundenen Stücken zusammen. Man unterscheidet zunächst an jedem Segmente Rückenplatte, Seitenstücke und Bauchplatte als *Notum, Pleurae* und *Sternum* und bezeichnet sie nach den drei Brustringen als *Pro-, Meso-* und *Metanotum, Pro-, Meso-* und *Metasternum.* Während die Seitenstücke in ein vorderes *(Episternum)* und ein hinteres Stück *(Epimerum)* zerfallen, hebt sich auf dem Mesonotum eine mediane dreieckige Platte als Schildchen *(Scutellum)* ab, auf welches nicht selten ein ähnliches, aber kleineres Hinterschildchen *(Postscutellum)* am Metanotum folgt. Die Art, wie sich die drei Thoracalabschnitte mit einander verbinden, wechselt nach den einzelnen Ordnungen. Bei den *Coleopteren, Neuropteren, Orthopteren,* vielen *Rhynchoten* u. a. bleibt der Prothorax frei beweglich, während er in den übrigen Fällen als relativ kleiner Ring mit dem nachfolgenden Segmente verschmilzt.

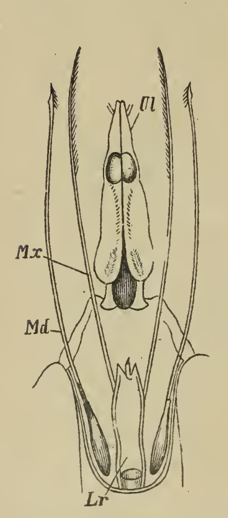


Fig. 603. Mundteile von *Nepa cinerea* (nach Savigny).
Lr Oberlippe, *Md* Mandibel, *Mx* Maxille, *Ul* Unterlippe oder Rostrum.

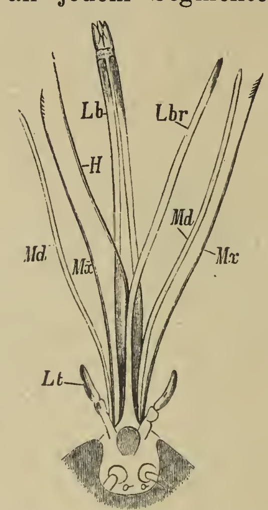


Fig. 604. Mundteile von *Culex nemorosus* ♀ (nach Becher).
Lbr Oberlippe, *Lb* Unterlippe (Rüssel), *Lt* Labialtaster, *Md* Mandibel. *Mx* Maxille, *H* Hypopharynx (Stechborste).

An der Bauchfläche des Thorax lenken sich drei Beinpaare in Ausschnitten des Hautpanzers, den sog. Hüftpfannen, zwischen Sternum und Pleurae ein. Die Glieder des Insektenbeines erscheinen der Zahl und Größe nach fixiert. Man kann fünf Abschnitte unterscheiden. Ein kugeliges oder walzenförmiges Hüftglied *(coxa)* vermittelt die Einlenkung der Extremität in der Hüftpfanne. Diesem folgt ein sehr kurzer Ring, der zuweilen in zwei Stücke zerfällt, in anderen Fällen mit dem nachfolgenden Abschnitte verschmilzt, der Schenkelring *(trochanter).* Der dritte, durch Stärke und Umfang am meisten hervortretende Abschnitt ist der langgestreckte Schenkel *(femur),* dem sich die dünnere, aber ebenfalls gestreckte, an der Spitze mit beweglichen Dornen bewaffnete Schiene *(tibia)* anschließt. Der letzte Ab-

schnitt endlich, der Fuß *(tarsus)*, ist minder beweglich eingelenkt; er bleibt nur in seltenen Fällen einfach und wird in der Regel aus einer Reihe (meist fünf) hintereinander liegender Glieder zusammengesetzt, von denen das letzte mit zwei beweglichen Krallen, Fußklauen, und wohl auch lappenförmigen Anhängen, Afterklauen, endet. Die spezielle Gestaltung des Beines wechselt nach Art der Bewegung und des besonderen Gebrauches mannigfach, so daß man Lauf-, Gang-, Schwimm-, Grab-, Sprung- und Raubbeine unterscheidet (Fig. 605). Bei den letzteren, welche nur die Vorderbeine betreffen, wird die Schiene wie die Klinge eines Taschenmessers gegen den Schenkel zurückgeschlagen *(Mantis, Mantispa, Nepa)*. Die Sprungbeine, zu welchen sich die hinteren Extremitäten gestalten, charakterisieren sich durch die kräftigen Schenkel *(Acridium)*, während als Grabbeine vorzüglich die vorderen Extremitäten zur Entwicklung kommen und an den breiten, schaufelartigen Schienen kenntlich sind *(Gryllotalpa)*. An den Schwimmbeinen sind alle Teile flach und dicht mit langen Schwimmhaaren besetzt *(Naucoris)*. Die Gangbeine endlich unterscheiden sich von den gewöhnlichen Laufbeinen durch die breite, haarige Sohle des Tarsus *(Lamia)*.

Fig. 605. Beinformen (aus règne animal).
a Mantis religiosa mit Raubbein. $^1/_1$ *b* Laufbein eines *Carabus*, *c* Sprungbein von *Acridium*, *d* Grabbein von *Gryllotalpa*, *e* Schwimmbein eines *Dytiscus*.

Die Flügel, ihrem Ursprunge nach vielleicht aus Tracheenkiemen (G e g e n b a u r) ableitbar oder als seitliche Fortsätze der Rückenplatten (F r i t z M ü l l e r) entstanden, beschränken sich durchwegs auf das ausgebildete geschlechtsreife Insekt, dem sie nur in verhältnismäßig seltenen Fällen fehlen. Dieselben heften sich an der Rückenfläche von Meso- und Metathorax zwischen Notum und Pleurae in Gelenken an. Die dem Mesothorax zugehörigen Flügel sind die *Vorderflügel*, die nachfolgenden des Metathorax die *Hinterflügel*. Ihrer Form und Bildung nach handelt es sich um dünne, flächenhaft ausgebreitete Hautduplikaturen, die aus zwei am Rande kontinuierlich verbundenen, fest aneinander haftenden Häuten bestehen und meist bei einer zarten, glasartig durchsichtigen Beschaffenheit von verschiedenen stark chitinisierten Leisten, *Adern* oder *Rippen*, durchzogen werden (Fig. 606). Die Rippen nehmen einen bestimmten und systematisch wichtigen Verlauf und sind Zwischenräume beider Flügel-

lamellen mit stärker chitinisierter Umgebung, zur Aufnahme von Blutflüssigkeit, Nerven und besonders Tracheen, deren Ausbreitung dem Verlaufe der Flügeladern im allgemeinen entspricht. Daher entspringen die letzteren durchwegs von der Wurzel des Flügels aus mit einigen Hauptstämmen und geben besonders an der vorderen Hälfte desselben ihre Äste ab. Der erste Hauptstamm, welcher unterhalb des oberen Flügelrandes verläuft, heißt *Randrippe (Costa)* und endet oft mit einer hornigen Erweiterung, dem *Flügelpunkt.* Unterhalb derselben verläuft eine zweite Hauptader, *Subcosta,* auf welche die hervorragendste Flügelader, der sich gegen den Rand zu in mehrere Äste gabelnde *Radius* folgt. Die Mitte des Flügels nimmt die *Mediana* ein, die wie die analwärts folgende Hinterrippe *(Cubitus)* weiter gabelförmig in Äste zerfällt. Endlich kommen noch hintere Adern *(Analader)* an dem sog. Fächer des Flügels hinzu. Die Zahl der Flügeladern kann durch Atrophierung von Adern oder Vereinigung von zwei oder mehr benachbarten Adern verringert werden. Umgekehrt kann auch eine Vermehrung eintreten. Oft finden sich zwischen den Adern Anastomosen *(Queradern).* Die von den Flügelrippen und ihren Ästen eingerahmten Felder des Flügels werden nach der sie vorn begrenzenden Rippe bezeichnet. Form und Beschaffenheit der Flügel zeigen mannigfache Modifikationen. Die Vorderflügel können durch stärkere Chitinisierung, wie z. B. bei den *Orthopteren* und *Rhynchoten,* pergamentartig werden, oder wie bei den *Coleopteren* eine feste, hornige Beschaffenheit erhalten und als Flügeldecken *(Elytra)* weniger zum Fluge als zum Schutze des weichhäutigen Rückens dienen. Großenteils hornig, nur an der Spitze häutig, sind die Vorderflügel in der *Rhynchoten*gruppe der *Hemipteren,* während die Hinterflügel auch hier häutig bleiben. Behalten beide Flügelpaare eine häutige Beschaffenheit, so wird ihre Oberfläche entweder mit Schuppen dicht bedeckt *(Lepidopteren* und *Trichopteren),* oder sie bleiben nackt mit sehr deutlich hervortretender Felderung, welche sich nicht selten, wie bei den Netzflüglern *(Neuropteren),* zu einem dichten, netzartigen Maschenwerke gestalten kann. In der Regel ist die Größe beider Flügelpaare verschieden, indem Insekten mit pergamentartigen Vorderflügeln und mit halben oder ganzen Flügeldecken weit umfangreichere Hinterflügel besitzen, bei Insekten mit häutigen Flügeln dagegen die Vorderflügel an Größe meist bedeutend überwiegen. Indessen besitzen viele Insekten ziemlich gleichgroße Flügelpaare, während bei den *Dipteren* die Hinterflügel zu Schwingkölbchen *(Halteren)* verkümmern. Auch gibt es Fälle von rudimentären Flügeln oder von gänzlichem Flügel-

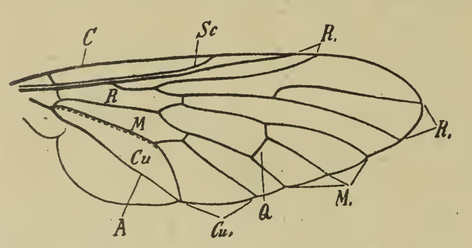


Fig. 606. Flügel von *Leptis* (Diptere) (nach Comstock u. Needham).

C Costa, *Sc* Subcosta, *R* Radius, *M* Mediana, *Cu* Cubitus, *A* Analader, *R,* Äste des Radius, *M,* der Mediana, *Cu,* des Cubitus, *Q* eine der Queradern.

mangel in beiden Geschlechtern oder nur in einem, meist im weiblichen, ausnahmsweise im männlichen Geschlechte; in allen diesen Fällen ist der Flügelmangel ein sekundärer.

Als Flugmuskeln fungieren bei den *Odonata* direkt an die Flügelwurzel sich inserierende Muskeln (*direkte* Flugmuskeln). Bei den übrigen Insekten sind letztere schwach und es dienen der Flugbewegung balkenartige, den Thorax durchsetzende Muskeln (sog. *indirekte* Flugmuskeln), welche durch Zusammendrücken der Thoraxwand die Flügel in Bewegung setzen.

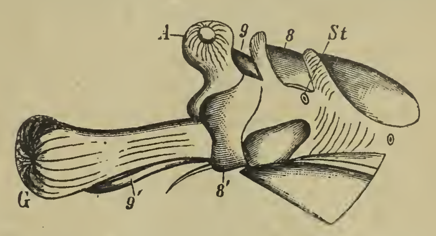


Fig. 607. Hinterleibsende eines Käfers (*Pterostichus* ♂) (nach Stein).
8, *9* Rückenschienen, *8'*, *9'* Bauchschienen, *A* After, *G* Genitalöffnung, *St* Stigma.

Der dritte Leibesabschnitt, der den größten Teil der vegetativen Organe und die Organe der Fortpflanzung in sich einschließt, ist der gestreckte und wohlsegmentierte Hinterleib, das *Abdomen*. Beim ausgebildeten Insekt gliedmaßenlos, trägt derselbe sehr häufig im Larvenleben kurze Extremitäten. Die Abdominalsegmente sind von einander durch weiche Verbindungshäute deutlich abgegrenzt und setzen sich aus einfachen Rücken- und Bauchschienen zusammen, welche seitlich ebenfalls durch weiche, eingefaltete Gelenkhäute in Verbindung stehen. Ein solcher Bau gestattet dem Hinterleibe, der auch die Respirations- und Geschlechtsorgane in sich einschließt, eine Erweiterung und Verengerung (bei der Respirationsbewegung, Schwellung der Ovarien). Sehr oft gewinnen die hinteren Segmente durch verschiedene, auf die Begattung und Eiablage bezügliche Anhänge eine besondere Gestaltung. Am letzten Bauchringe liegt gewöhnlich der After, während die Geschlechtsöffnung, von demselben gesondert, an der Bauchseite des vorausgehenden Segmentes mündet (Fig. 607). Terminale, auf Extremitäten zurückführbare Anhänge treten als gegliederte Fäden, Raife *(Cerci)*, Griffel *(Styli)* zu Seiten des Afters auf. In der Umgebung der Geschlechtsöffnung liegen die Appendices genitalis *(Gonapophysen)*, die nicht auf Gliedmaßen zurückzuführen sind (Heymons). Beim Männchen als Klappen, beim Weibchen in Form von Legebohrern und Legestacheln entwickelt, gehen sie aus Wucherungen der Haut bei den *Hymenopteren* und Heuschrecken am achten

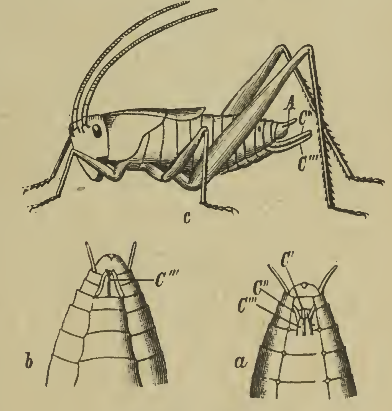


Fig. 608.
a Hinterleibsende einer weiblichen Larve von *Locusta* mit den Anlagen der Gonapophysen und den Analgriffeln. *C'*, *C''* innere und äußere Gonapophysenanlagen des vorletzten, *C'''* Anlagen des drittletzten Segmentes. — *b* älteres Stadium. — *c* Nymphe, *A* After mit den Analgriffeln (nach Dewitz).

(ein Paar) und neunten (zwei Paare) Abdominalsegmente hervor (Fig. 608). Die Legeröhren der *Coleopteren, Dipteren* dagegen sind auf die eingezogenen hinteren Segmente zurückzuführen.

Der von der Oberlippe überdeckte Mund führt in eine enge Speiseröhre, in deren vorderem, als Mundhöhle zu unterscheidendem Eingangsabschnitt ein oder mehrere Paare schlauchförmiger oder traubenförmiger Speicheldrüsen einmünden (Fig. 609). Bei zahlreichen saugenden Insekten erweitert sich das Ende der Speiseröhre in einen kurz gestielten, dünnhäutigen Sack (Fig. 613), bei anderen in eine mehr gleichmäßige, als *Kropf* (Fig. 609) bekannte Auftreibung. Der auf den Oesophagus folgende, bald gerade gestreckte, bald mehrfach gewundene Darm verhält sich nach der Lebensweise außerordentlich verschieden und zerfällt überall wenigstens in einen längeren, die Verdauung besorgenden Mitteldarm *(Chylusmagen)* und in den Enddarm. Bei Raubinsekten, insbesondere aus den Ordnungen der *Coleopteren* und *Orthopteren,* schiebt sich zwischen Kropf und Chylusmagen ein *Vor-* oder *Kaumagen* von kugeliger Form und kräftiger, muskulöser Wandung ein, deren innere chitinige Cuticularbekleidung eine besondere Dicke gewinnt und mit stärkeren Leisten, Zähnen und Borsten besetzt ist (Fig. 610). Auch der Chylusmagen zerfällt zuweilen in mehrfache Abschnitte, wie z. B. bei den Laufkäfern der vordere Teil des Chylusmagens durch zahlreiche hervorragende Blindsäckchen ein zottiges Aussehen erhält und sich von dem nachfolgenden einfachen, engeren Darmrohre scharf abgrenzt. Auch können am Anfange des Chylusmagens größere Blindschläuche nach Art von Leberdrüsen aufsitzen *(Orthopteren).* Der Beginn des Enddarmes wird durch die Einmündung fadenförmiger Blindschläuche, der *Malpighischen Gefäße,* bezeichnet. Der Enddarm zerfällt meist in zwei, seltener drei Abschnitte, die als *Dünndarm, Dickdarm* und *Mastdarm* unterschieden werden. Der letzte besitzt eine starke Muskellage und enthält in

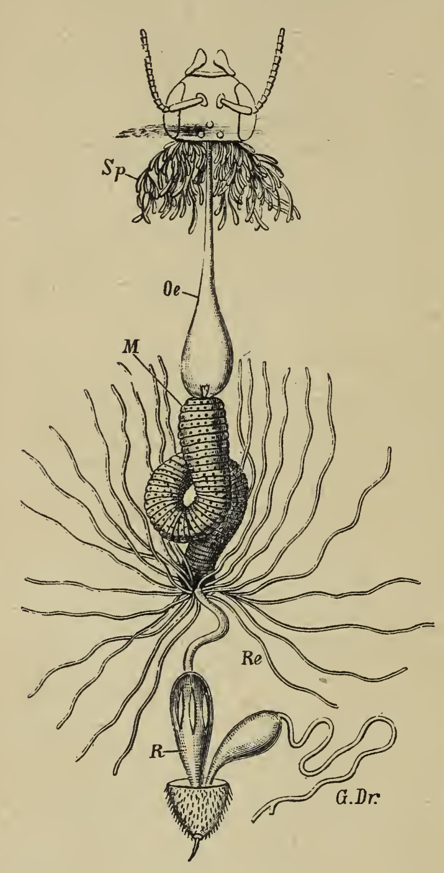


Fig. 609. Verdauungsapparat von *Apis mellifica* (nach Léon Dufour).

Sp Speicheldrüsen, *Oe* Oesophagus mit kropfartiger Erweiterung, *M* Chylusdarm, *Re* Malpighische Gefäße, *R* Rectum mit den sog. Rectaldrüsen, *G.Dr* Giftdrüse.

seiner Wandung vier, sechs oder mehr Längswülste, die sog. *Rectaldrüsen.* Zuweilen münden noch unmittelbar vor der am hinteren Körperpole gelegenen Afteröffnung sog. *Analdrüsen* ein, deren Sekret durch ätzende übelriechende Beschaffenheit als Verteidigungsmittel zu dienen scheint. Ausnahmsweise nehmen Insekten ausschließlich im Jugendzustande Nahrung auf und entbehren in der geflügelten geschlechtsreifen Form der Mundöffnung *(Ephemera);* wenige besitzen im Larvenzustande einen mit dem Enddarme nicht kommunizierenden Magendarm *(Hymenopteren, Pupiparen, Ameisenlöwe).*

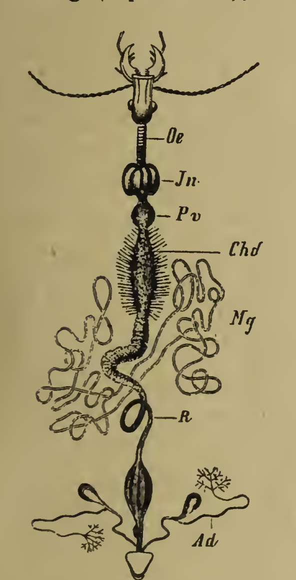


Fig. 610. Darmkanal eines Laufkäfers *(Carabus)* (nach L. Dufour).

Oe Oesophagus, *Jn* Kropf, *Pv* Vormagen, *Chd* Chylusdarm, *Mg* Malpighische Gefäße, *R* Colon, *Ad* Analdrüsen mit Blase.

Die *Malpighischen Gefäße* fungieren als Harn absondernde Organe. Ihr von den großkernigen Zellen der Wandung sezernierter Inhalt hat meist eine braungelbliche oder weißliche Färbung und erweist sich als eine Anhäufung kleinerer Körnchen und Konkremente, welche

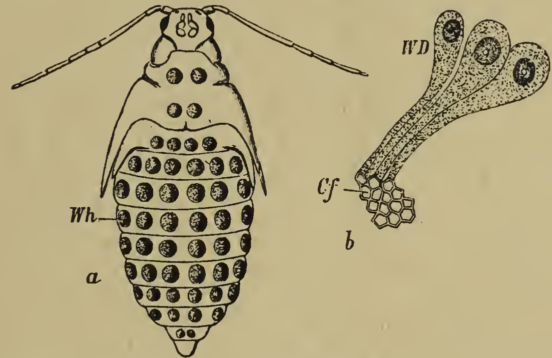


Fig. 611. Wachshöcker und Wachsdrüsen einer *Aphide (Schizoneura lonicerae).*

a Nymphe, vom Rücken aus gesehen. *Wh* Wachshöcker. — *b* Die einzelligen Wachsdrüsen *(WD)* unter den cuticularen Facetten *(Cf)* der Haut.

großenteils aus Harnsäure bestehen, auch wurden Kristalle von oxalsaurem Kalk und Taurin nachgewiesen. Zahl und Gruppierung der meist sehr langen und dann am Chylusdarme in Windungen zusammengelegten Fäden wechselt mannigfach. Während in der Regel vier oder sechs (Fig. 612), seltener acht vielfach geschlängelte Harnröhren vorhanden sind, ist ihre Zahl besonders bei den *Hymenopteren* (Fig. 609) und *Orthopteren* eine weit größere; bei letzteren kann ein gemeinsamer Ausführungsgang die Fäden zu einem Büschel vereinigen *(Gryllotalpa).*

Als *Absonderungsorgane* sind die sog. *Glandulae odoriferae,* die *Schmierdrüsen* der Haut, die *Wachsdrüsen, Spinndrüsen* und *Giftdrüsen* hervorzuheben. Die ersteren, zu denen auch die bereits erwähnten *Analdrüsen* (Fig. 610) gehören, sondern meist zwischen den Gelenksverbindungen stark riechende Säfte ab. Bei den *Wanzen* ist es eine unpaare birnförmige Drüse im Metathorax, welche ihr Sekret durch eine Öffnung zwischen

den Hinterbeinen austreten läßt und den berüchtigten Gestank verbreitet. Einzellige Hautdrüsen (Schmierdrüsen) sind an verschiedenen Teilen des Insektenkörpers nachgewiesen worden und scheinen, den Talgdrüsen der Wirbeltiere vergleichbar, eine ölige, die Gelenke geschmeidig erhaltende Flüssigkeit abzusondern. Als *Wachsdrüsen* zu bezeichnende Drüsenzellen der Haut sezernieren Plättchen (Biene) oder weißliche Fäden und Flocken, die zuweilen den Leib wie mit einer Art Puder oder Wolle umgeben *(Pflanzenläuse, Fulgoriden)* (Fig. 611). *Spinndrüsen* kommen ausschließlich bei Insektenlarven vor und dienen zur Verfertigung von Geweben und Hüllen. Diese Drüsen *(Sericterien)* sind zwei langgestreckte Schläuche, welche an der Unterlippe nach außen münden (Fig. 612). Die Larve des Ameisenlöwen hat ein Spinnorgan in der Wandung des vom Chylusdarm abgeschlossenen Mastdarmes. Die bei Hymenopteren-Weibchen vorkommenden *Giftdrüsen* bilden zwei einfache oder verästelte Schläuche, deren gemeinsamer Ausführungsgang zu einem blasenartigen Reservoir für die sezernierte, Ameisensäure haltige Flüssigkeit anschwillt (Fig. 609). Sein Ende steht mit dem *Giftstachel* in Zusammenhang. Giftdrüsen finden sich ferner unter den Haaren mancher Schmetterlingsraupen (Fig. 41 *b*). Endlich sind die *Duftschuppen (Duftorgane)* vornehmlich an den Flügeln männlicher Schmetterlinge und im Umkreis der äußeren Genitalorgane bei weiblichen Schmetterlingen zu nennen, unter welchen den Duftstoff absondernde Drüsenzellen liegen.

Fig. 612. Darmkanal einer Raupe.

O Mund, *Oe* Oesophagus, *Sp D* Speicheldrüsen, *Se* Spinndrüsen (Sericterien), *MD* Mitteldarm, *AD* Enddarm, *Mg* Malpighische Gefäße.

Fig. 613. Längsschnitt durch *Sphinx ligustri* (nach Newport).

At Antenne, *Gs* Gehirn, *Gi* unteres Schlundganglion, *Mx* Maxillen (Rollrüssel), *N* Bauchganglienkette, *t* Lippentaster, *V* Oesophagus, *V'* Kropf, *M* Mitteldarm, *Vm* Malpighische Gefäße, *E* Enddarm, *A* After, *H* Herz, *G* Hoden.

Die Respiration erfolgt durch ein reich ausgebildetes *Tracheensystem;* dasselbe nimmt durch paarige, ursprünglich an allen mittleren Rumpfsegmenten auftretende seitliche, meist in den Gelenkshäuten gelegene und mit Schutz- und Verschlußeinrichtungen versehene Spaltöffnungen (Stigmen) unter deutlichen Atembewegungen des Hinterleibes die Luft auf. Jedes

Stigma führt in einen Tracheenstamm (Stigmenast), welcher ein Tracheenbüschel an die Haut und die Eingeweide ausstrahlen läßt und zu den benachbarten Stigmenästen Querbrücken entsendet. Es entstehen auf diese Weise zwei Seitenstämme (Hauptstämme (Fig. 614), welche wieder durch quere Verbindungsröhren mit einander kommunizieren können. Die durch spiralige Verdickungen der chitinigen Intima versteiften Tracheenröhren gehen in ein kapillares Endnetz über (Fig. 136, 137), welches alle Organe umspinnt und der eigentlich respiratorische Teil des Tracheensystems ist, während zum mindesten die größeren Tracheenstämme bloß als Luftwege dienen. Nicht selten treten an den Tracheen blasenförmige Erweiterungen auf, welche sich bei guten Fliegern, z. B. *Hymenopteren, Dipteren* etc., zu Luftsäcken von bedeutendem Umfange vergrößern und den Luftsäcken der Vögel funktionell zu vergleichen sind. Sie besitzen eine zartere, des Spiralfadens entbehrende Chitinhaut, kollabieren daher leicht und setzen zu ihrer Füllung besondere Respirationsbewegungen voraus, welche besonders bei den verhältnismäßig schwerfälligen *Lamellicorniern* vor dem Emporfliegen bemerkbar sind.

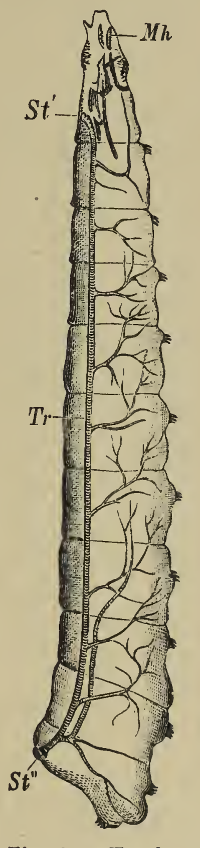


Fig. 614. Tracheensystem einer Fliegenmade. $^{9}/_{1}$

Tr Längsstamm der rechten Seite mit den Tracheenbüscheln der Segmente, *St'* vorderes, *St"* hinteres Stigma, *Mh* Mundhaken.

Nicht alle Stigmen bleiben offen, sondern es schließt sich eine Anzahl derselben. Die Zahl der offenen Stigmen variiert daher überaus und es sind selten mehr als zehn und weniger als zwei Paare vorhanden. Am geringsten ist ihre Zahl bei wasserbewohnenden Larven von Käfern und Dipteren, bei denen sich nur zwei Stigmen, und zwar am Ende des Hinterleibes auf einer einfachen oder auch gespaltenen Röhre finden; häufig kommen noch zwei Spaltöffnungen am Thorax hinzu (Fig. 614); seltener sind bei solchen Larven alle Stigmen geschlossen. Einige Wasserwanzen, wie *Nepa, Ranatra,* tragen am Ende des Hinterleibes zwei lange, aus Halbkanälen gebildete Fäden, welche am Grunde zu zwei Stigmen führen. Solche Wasserwanzen können bei dieser Einrichtung ebenso wie Dipterenlarven mit emporgestreckter Atemröhre an der Oberfläche des Wassers Luft aufnehmen.

Bei im Wasser lebenden Insektenlarven finden sich *Tracheenkiemen.* Solche treten als schlauch- oder blattförmige Anhänge am Hinterleibsende von *Agrion-* und *Dipteren*larven, am ganzen Abdomen von *Phryganiden*larven sowie als schwingende Blättchen an den Seiten des Abdomens bei *Ephemeriden*larven (Fig. 133) auf. Bei *Aeschna-* und *Libellula*larven liegen sie im Mastdarm, dessen Wandung durch seine kräftige Muskulatur zu einem regelmäßigen Aus- und Einpumpen von Wasser befähigt ist.

Die Vereinfachung des Zirkulationsapparates steht mit der reichen Verteilung der Respirationsorgane im Zusammenhange. Derselbe beschränkt sich auf ein als Rückengefäß entwickeltes Herz (Fig. 613), welches in der Medianlinie des Abdomens verläuft und in der Regel acht, den Segmenten entsprechende laterale Ostien besitzt. Das Herz liegt in einem Pericardialsinus, dessen ventrale Wand mit ihren flügelartigen Muskeln (sog. Flügelmuskeln des Herzens), die aber auch einzelne Fasern an die Herzwand senden, bei der Kontraktion aspirierend wirkt. Vorn setzt sich das Herz in eine bis zum Kopfe verlängerte Aorta fort, aus der sich das Blut in den Leibesraum ergießt. Nur ausnahmsweise finden sich noch andere vom Herzen ausgehende arterienartige Röhren, so in den Schwanzfäden der *Ephemera*larven. Bei den *Mallophagen* sowie bei Dipterenlarven (*Chironomus, Ptychoptera*) erscheint das Herz vereinfacht und abweichend gestaltet. Die Blutflüssigkeit (Haemolymphe) ist farblos oder grünlich gefärbt und enthält amoeboide Blutzellen. Zellgruppen am Pericardialsinus (Pericardialzellen) sind befähigt, gewisse Substanzen aus dem Blut auszuscheiden und in sich aufzuspeichern.

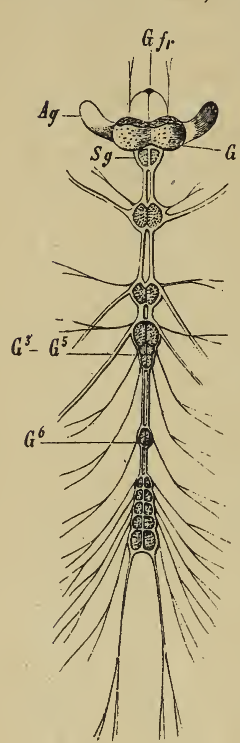


Fig. 615. Nervensystem eines Käfers (*Coccinella*) (nach Ed. Brandt). *Ag* Augenganglion, *G* Gehirn, *Gfr* Ganglion frontale, *Sg* Suboesophagealganglion, G^3—G^6 Ganglien der Bauchganglienkette.

Alle Insekten besitzen einen Fettkörper. Er besteht aus meist gelblich gefärbten Lappen, die von Fettzellen gebildet werden und sowohl unter der Haut als zwischen den Organen, besonders reich während der Larvenzeit, ausgebreitet liegen.

Mit dem Fettkörper gleichen Ursprungs und ähnlichen Baues sind die bei *Lampyriden* und gewissen Elateriden (*Pyrophorus*) sich findenden Leuchtorgane (vgl. pag. 173). Bei *Lampyriden* (Fig. 140) liegen sie an den Ventralschienen des vorletzten und drittletzten Abdominalsegmentes, außerdem zuweilen in den Seitenteilen des Abdomens, bei *Pyrophorus* im Prothorax und an der ersten Abdominalschiene.

Das Nervensystem der Insekten zeigt eine ebenso hohe Entwicklung als mannigfaltige Gestaltung und es finden sich alle Übergänge von einer langgestreckten, etwa zwölf Ganglienpaare enthaltenden Bauchkette (Fig. 615) bis zu einem einheitlichen Brustknoten. Das im Kopfe gelegene Gehirn (obere Schlundganglion) erlangt einen bedeutenden Umfang und bildet mehrere Gruppen von Anschwellungen, die sich vornehmlich stark bei den psychisch am höchsten stehenden Hymenopteren ausprägen. Es entsendet die Sinnesnerven, wie es auch als Sitz der psychischen Tätigkeiten erscheint. Das untere Schlundganglion versorgt die Mundteile mit Nerven und entspricht den verschmolzenen Ganglien der drei

Kiefersegmente. Die Bauchkette bewahrt die ursprüngliche gleichmäßige Gliederung bei den meisten Larven (Fig. 85) und ist am wenigsten verändert bei den Insekten mit freiem Prothorax und langgestrecktem Hinterleibe. Hier bleiben nicht nur die drei größeren Thorakalganglien, welche die Beine und Flügel mit Nerven versehen, sondern auch eine größere Zahl von Abdominalganglien gesondert. Von den letzteren zeichnet sich stets das letzte, welches aus der Verschmelzung mehrerer Ganglien entstanden ist und Nerven an den Ausführungsgang des Geschlechtsapparates und an den Mastdarm entsendet, durch bedeutende Größe aus. Die allmählich fortschreitende, auch während der Entwicklung der Larve und Puppe zu verfolgende Konzentrierung der Bauchkette ergibt sich sowohl aus der Zusammenziehung der Abdominalganglien, als aus der Verschmelzung der Brustganglien, von denen zuerst die des Meso- und Metathorax zu einem hinteren größeren Brustknoten und dann auch mit dem Ganglion des Prothorax zu einer gemeinsamen Brustganglienmasse zusammentreten. Vereinigt sich endlich mit dieser auch noch die verschmolzene Masse der Hinterleibsganglien, so ist die höchste Stufe der Konzentration, wie sie sich bei *Dipteren* und *Hemipteren* findet, erreicht.

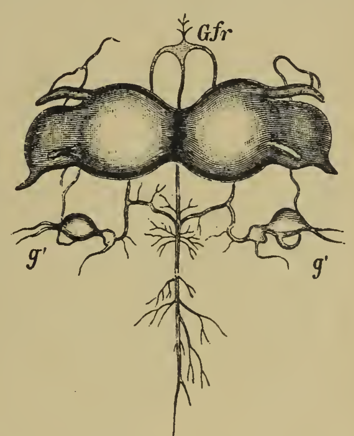


Fig. 616. Gehirn und Schlundnervenganglien von *Sphinx ligustri* (nach Newport).
Gfr Ganglion frontale, *g'* die Ganglien der paarigen Schlundnerven.

Das Eingeweidenervensystem zerfällt in das System der Schlundnerven und in den eigentlichen Sympathicus. An jenem unterscheidet man einen unpaaren und paarige Schlundnerven. Der erstere entspringt mit zwei Wurzeln an der Vorderfläche des Gehirns oder an der Schlundkommissur und bildet an der vorderen Vereinigung jener das *Ganglion frontale,* von welchem Nerven nach dem Oesophagus gehen und ein stärkerer hinterer Nerv (N. recurrens) unter dem Gehirne hindurch an der dorsalen Wand der Speiseröhre verläuft, der Nerven an den Darm abgibt (Fig. 616). Die paarigen Schlundnerven entspringen jederseits an der hinteren Fläche des Gehirns und schwellen zur Seite des Schlundes in meist umfangreichere Ganglien an, welche ebenfalls die Schlundwandung mit Nerven versehen. Als eigentlichen Sympathicus betrachtet man ein System von Nerven, die zuerst Newport als *nervi respiratorii* oder *transversi* beschrieb. Sie zweigen in der Nähe eines Ganglions der Bauchkette von einem medianen, zwischen den Längskommissuren verlaufenden Nerven ab, welcher in dem Ganglion wurzelt und zuweilen ein kleines sympathisches Ganglion bildet. Nach ihrer Trennung weisen sie abermals Ganglien auf, deren Nerven sich mit den Seitennerven der Bauchkette verbinden und die Tracheenstämme und Muskeln der Stigmen versorgen.

Von den Sinnesorganen sind die *Augen* hochentwickelt. Die nach dem Typus der Napfaugen gebauten Stirn- oder Punktaugen *(Ocelli)* treten vorzugsweise im Larvenleben auf, finden sich indessen auch oft in zwei- oder dreifacher Zahl auf der Scheitelfläche des ausgebildeten Insektes (Fig. 112, 617). Allgemein verbreitet finden sich Facettenaugen. Sie nehmen die Seitenflächen des Kopfes ein und erlangen oft im männlichen Geschlechte einen solchen Umfang, daß sie in der Mittellinie am Scheitel zusammenstoßen (Fig. 617). Abgesehen von den Verschiedenheiten, die in der Gestaltung der Corneafacetten auftreten, bietet vornehmlich das Verhalten der Kristallkegel mannigfache Abweichungen. Meist sind die letzteren wohl ausgebildet (*eucone* Augen). In anderen Fällen sind die Kristallkegel durch ein flüssiges, lichtbrechendes Medium vertreten (*pseudocone* Augen), oder es sind nur die Kristallzellen vorhanden, ohne einen Kegel ausgeschieden zu haben (*acone* Augen). Bei einigen Käferfamilien mit aconen Augen *(Cantharidae, Elateridae, Dermestidae, Byrrhidae)* sind die mit der Cornea vermeintlich verwachsenen scheinbaren Kristallkegel kegelförmige Corneafortsätze (Kirchhoffer).

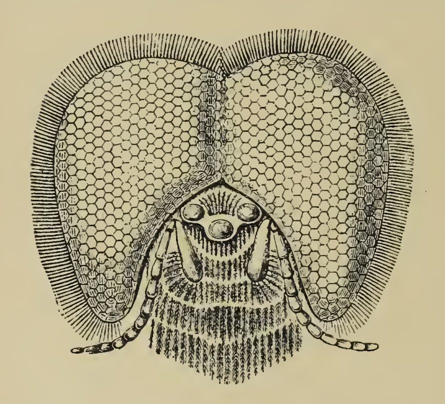


Fig. 617. Kopf der Drohne. Frontalansicht, mit den Facettenaugen, den drei Ocellen und den Antennen (nach Swammerdam).

Statocystenartige Sinnesorgane sind unter den Insekten bloß bei einigen *Dipteren* nachgewiesen. Dagegen finden sich sog. *chordotonale* und *tympanale* Sinnesorgane vor, welche funktionell als Gehörorgane aufgefaßt werden, was für die Tympanalorgane eine berechtigte Annahme bildet, wogegen es sich in den Chordotonalorganen möglicherweise um Organe ähnlich jenen des Muskelsinnes oder auch um statische Organe handelt. Die chordotonalen Organe (vgl. pag. 150, Fig. 106, 107) kommen in weiter Verbreitung vor und werden von saitenartig zwischen zwei Stellen der Körperwand in der Leibeshöhle ausgespannten Sinneszellen mit sog. Stiften im Inneren gebildet. Die Tympanalorgane (vgl. pag. 150, Fig. 108, 109) finden sich bei den mit Zirporganen begabten Orthopteren, einigen Lepidopteren *(Pyraliden, Geometriden, Noctuiden,* gewissen *Bombyciden)* und Hemipteren *(Corixa).* Sie liegen lateral am Anfang des Abdomens oder am Thorax, bei den *Acridiiden* am 1. Abdominalsegment (Fig. 598), bei den *Locustiden* und *Achetiden* hingegen in den Schienen des ersten Thoraxfußes. Sie sind mit den chordotonalen Organen nahe verwandt, unterscheiden sich von denselben durch das Hinzutreten schallverstärkender Apparate. Die in größerer Zahl vorhandenen Sinneszellen mit Stiften liegen hinter einer trommelfellartig verdünnten Stelle der Cuticula. Bei den *Locustiden* ist das Trommelfell, das hier wie bei den

Achetiden in doppelter Zahl auftritt, tief eingesenkt und wird von einem durch eine Hautduplikatur gebildeten Deckel überwölbt (Fig. 109, 618). Außerdem kommt eine Tracheenblase hinzu.

Ähnliche, aber einfacher gestaltete Organe wurden auch in den Beinen anderer Insekten, so verschiedener Orthopteren, von Ameisen, *Chloroperla, Termes* etc. nachgewiesen. Sinnesorgane mit sog. Stiften kommen überdies im Hinterflügel verschiedener Insekten, im Basalstück der Halteren der Fliegen (Chordotonalorgane), sowie in Antennen, Palpen und Beinen vor.

Tastorgane finden sich in Form von Tastborsten an den Fühlern und Palpen, aber auch an den Flügeln, Beinen sowie der übrigen Oberfläche des Körpers. Als Geruchsorgan werden die als Kegel, Zapfen und Kolben ausgebildeten, oft in Gruben eingesenkten Borsten angesprochen, die ihren Sitz an den Antennen haben. Auch die sog. Membrankanäle an den Antennen mancher Formen *(Hymenopteren, Coleopteren)* gehören hierher (vgl. p. 143, Fig. 96). Als Organe des Geschmackssinnes werden bei den Insekten den Geruchsborsten gleichende Sinnesborsten der Mundhöhle (des Gaumens, Epipharynx), der Maxillen und an der Unterlippe in Anspruch genommen (Fig. 97).

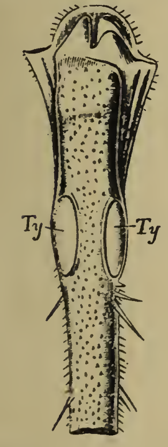


Fig. 618. Schienenstück des Vorderbeines von *Locusta viridissima* (nach Graber).

Ty Deckel über den beiden Trommelfellen.

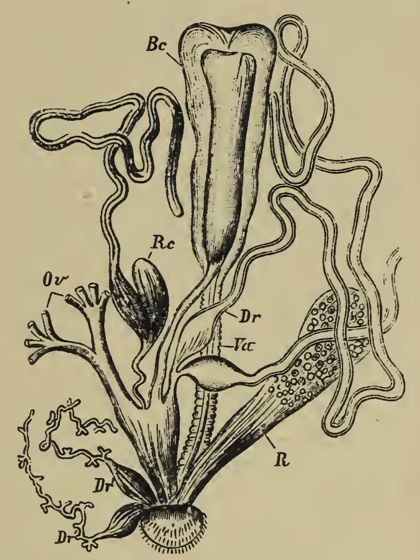


Fig. 619. Weibliche Geschlechtsorgane von *Vanessa urticae* (nach Stein).

Ov die unteren Enden der abgeschnittenen Ovarialröhren, *Rc* Receptaculum seminis nebst Anhangsdrüse, *Va* Vagina, *Bc* Bursa copulatrix mit Gang zum Oviduct, *Dr* Glandulae sebaceae, *Dr'* Anhangsdrüsen, *R* Rectum.

Die beiderlei Geschlechtsorgane der Insekten sind durchweg auf verschiedene Individuen verteilt und korrespondieren in ihren Abschnitten und in ihrer Lage sowie hinsichtlich ihrer Ausmündung an der Bauchseite des hinteren Körperendes. Hoden und Ovarien führen in paarige Leitungswege, welche bei *Ephemeriden* und männlichen *Forficuliden* noch paarig, sonst mit unpaarem Endabschnitt münden. Selten unterbleibt die volle Ausbildung und Reife der Genitalorgane, wie bei den zur Fortpflanzung unfähigen sog. *geschlechtslosen* Individuen (Arbeiter, Soldaten) der in Staaten lebenden *Hymenopteren* und *Termiten.*

Männchen und Weibchen unterscheiden sich auch durch äußerliche mehr oder minder tiefgreifende Abweichungen zahlreicher Körperteile, die zuweilen zu einem ausgeprägten Dimorphismus der Geschlechter führen. Fast durchweg sind die Männchen schlanker gebaut sowie leichter und rascher beweglich. Sie besitzen größere Augen und Fühler und eine lebhaftere, mehr in die Augen fallende Färbung. In Fällen eines ausgeprägten Dimorphismus bleiben die Weibchen flügellos und der Form der Larve genähert *(Cocciden, Psychiden, Strepsipteren, Lampyris)*, während die Männchen Flügel tragen.

An den weiblichen Geschlechtsorganen unterscheidet man die paarigen *Ovarien* und *Tuben* oder *Eileiter*, den unpaaren *Eiergang*, die *Scheide* und die *äußeren Geschlechtsteile*. Die Ovarien bestehen aus röhrenartig verlängerten Schläuchen (Eiröhren), in denen die Eier ihren Ursprung nehmen und, von dem blinden Ende nach der Mündung in die Tuben zu an Größe wachsend, in einfacher Reihe perlschnurartig hintereinander liegen (Fig. 162 *a*). Die Anordnung dieser Eiröhren wechselt außerordentlich. Auch ist ihre Zahl höchst verschieden, am geringsten bei einigen *Rhynchoten* und den *Schmetterlingen*, welche letztere jederseits nur vier, freilich sehr lange Eiröhren besitzen. Nach unten laufen jederseits die Eiröhren in den kelchartig erweiterten Anfangsteil *(Eierkelch)* des *Eileiters* zusammen, welcher sich mit dem der entgegengesetzten Seite zur Bildung eines medianen *Eierganges* vereinigt. Das untere Ende des letzteren repräsentiert die *Scheide* und nimmt in der Nähe der Geschlechtsöffnung häufig die Ausführungsgänge besonderer Kitt- und Schmierdrüsen *(Glandulae sebaceae)* auf, deren Sekret zur Umhüllung und Befestigung der abzusetzenden Eier dient. Außer diesen Drüsen ist der unpaare Ausführungsgang des Geschlechtsapparates sehr allgemein mit einem in einfacher oder mehrfacher Zahl auftretenden, meist gestielten *Receptaculum seminis* ausgestattet, in welchem die während der Begattung häufig in Form von *Spermatophoren* aufgenommene Samenmasse unter dem Einflusse des Sekretes einer Anhangsdrüse längere Zeit, zuweilen Jahre lang, befruchtungsfähig bleibt (Fig. 619, 620). Unterhalb des Samenbehälters sondert sich zuweilen von der Scheide eine größere taschenartige Aussackung, die Begattungstasche *(Bursa copulatrix)*, ab, welche die Funktion der Scheide übernimmt. Bei den Schmetterlingen leitet ein besonderer Gang das Sperma der hier getrennt ausmündenden Bursa zum Receptaculum (Fig. 619). Dazu kommen die als Legeröhren und Legestachel entwickelten äußeren Genitalanhänge.

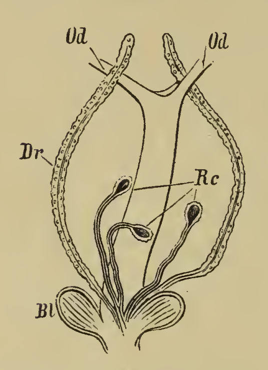


Fig. 620. Ausführender Abschnitt der weiblichen Geschlechtsorgane von *Musca domestica* (nach Stein).
Od Oviduct, *Rc* die drei Receptacula seminis, *Dr* Anhangsdrüse der Vagina, *Bl* blindsackförmige Nebenschläuche.

Die Bildungsstätte der Eizellen ist das verjüngte, häufig in einen dünnen Faden verlängerte Endstück der Eiröhren. Nach dem Eierkelch zu nimmt die Ovarialröhre kontinuierlich an Durchmesser zu, entsprechend der allmählichen Größenzunahme, welche die im Lumen der Röhre perlschnurartig aneinander gereihten Eier erfahren (Fig. 171). Jedes Ei erfüllt eine Kammer (Follikel) und erhält hier eine hartschalige Eihaut *(Chorion)*, welche als Cuticularbildung von dem die Kammerwand auskleidenden Epithel ausgeschieden wird. In vielen Fällen sind auch Einährzellen vorhanden, die, falls ihre Zahl sehr groß ist, eine besondere, jedem Ei folgende Kammer der Eiröhre einnehmen können (Biene).

Die männlichen Geschlechtsorgane bestehen aus paarigen *Hoden* und deren Samenleitern, aus einem gemeinsamen *Ductus ejaculatorius* und dem äußeren Begattungsorgan (Fig. 162 *b*, 621). Die Hoden bestehen aus Blind-

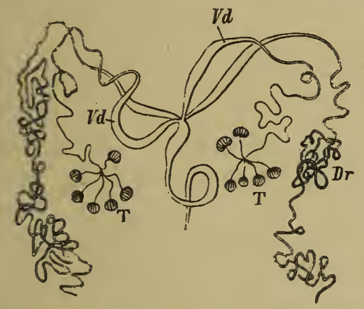


Fig. 621. Männliche Geschlechtsorgane des Maikäfers (nach Gegenbaur).
T Hoden, *Vd* erweiterter Abschnitt des Samenleiters, *Dr* Anhangsdrüsen.

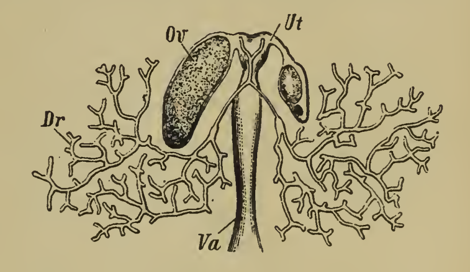


Fig. 622. Weibliche Geschlechtsorgane des viviparen *Melophagus ovinus* (Pupipare) (nach R. Leuckart).
Ov Ei in der Ovarialröhre der einen Seite, *Ut* Uterus, *Dr* die in denselben einmündenden Drüsen, *Va* Vagina.

schläuchen, welche jederseits in einfacher oder vielfacher Zahl auftreten und, oft knäuelartig zusammengedrängt, einen scheinbar kompakten, oft lebhaft gefärbten Körper darstellen. Auch können sie sich zu einem unpaaren Organe in der Medianlinie verbinden *(Lepidoptera)* (Fig. 613). Die Hodenröhren setzen sich jederseits in einen meist geschlängelten Ausführungsgang *(Vas deferens)* fort, dessen unteres Ende beträchtlich erweitert und selbst blasenförmig *(Samenblase)* aufgetrieben sein kann. An der Vereinigungsstelle beider Samenleiter zu dem gemeinschaftlichen muskulösen *Ductus ejaculatorius* ergießen in den letzteren häufig ein oder mehrere Drüsenschläuche ihr Sekret, welches die Samenballen mit einer Hülle umgibt. Die Überführung der Spermatophoren in den weiblichen Körper wird durch eine chitinige, das Ende des Ductus ejaculatorius umfassende Röhre oder Rinne vermittelt. Diese liegt in der Ruhe meist in den Hinterleib eingezogen und wird beim Hervorstülpen von äußeren Klappen oder Zangen scheidenartig umfaßt. Nur ausnahmsweise *(Odonata)* liegen die zur Übertragung des Spermas dienenden Begattungswerkzeuge von der Geschlechtsöffnung entfernt an der Bauchseite des zweiten, blasig aufgetriebenen Abdominalsegments.

Die Insekten sind fast durchwegs ovipar und nur wenige, wie die *Tachinen*, einige *Oestriden* und *Pupiparen* etc., sind lebendig gebärend. In der Regel werden die Eier kurz nach der Befruchtung, selten mit bereits fertigem Embryo abgelegt. Im letzteren Falle vollziehen sich die Vorgänge der Furchung und Embryonalbildung im Innern der Vagina (Fig. 622). Die Befruchtung des Eies erfolgt meist während seines Durchgleitens durch den Eiergang an der Mündungsstelle des Receptaculum seminis. Da die Eier bereits in den Eiröhren mit einem hartschaligen Chorion umgeben werden, sind eine oder zahlreiche Poren *(Mikropylen)* am oberen, beim Durchgleiten des Eies nach dem blinden Ende der Eiröhren gerichteten Pole vorhanden, die in sehr charakteristischer Form und Gruppierung das Chorion durchsetzen (Fig. 623).

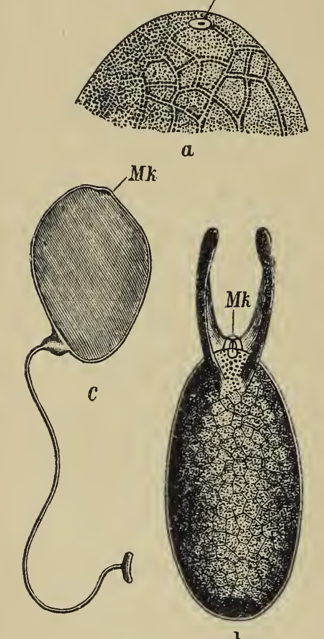


Fig. 623. Mikropylen *(Mk)* von Insekteneiern (nach R. Leuckart).

a Oberes Stück der Eischale von *Anthomyia*. — *b* Ei von *Drosophila cellaris*. — *c* Gestieltes Ei von *Paniscus testaceus*.

Bei verschiedenen Insekten wurde *Parthenogenese* nachgewiesen, so bei den *Phasmatiden, Psychiden (Psyche), Tineiden (Solenobia), Cocciden (Lecanium, Aspidiotus), Aphis* und *Chermes*, ferner bei zahlreichen *Hymenopteren*, so *Bienen, Faltenwespen, Gallwespen, Blattwespen (Nematus)*. Bei den in sog. Staaten zusammenlebenden *Vespiden* und *Apiden*, wahrscheinlich auch bei *Ameisen* und einigen solitären Bienen (z. B. *Osmia*) entstehen aus den unbefruchteten Eiern ausschließlich männliche Formen (Arrenotokie). (Doch soll die Entstehung von Männchen unter gewissen Verhältnissen aus befruchteten Eiern nicht ausgeschlossen sein.) Parthenogenese wurde ferner bei Larven von *Heteropeza (Miastor)* (Fig. 161) sowie in einem Falle *(Chironomus)* bei der Puppe beobachtet (Paedogenese).

Bei Blattläusen und vielen Gallwespen ist *Heterogonie* nachgewiesen. Bei den *Aphiden* folgt auf die zahlreichen parthenogenetisch sich fortpflanzenden Sommergenerationen eine geschlechtlich ausgebildete Herbstgeneration, welche außer den oviparen, stets ungeflügelten Weibchen meist geflügelte Männchen enthält (Fig. 232). Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich im Frühjahre wieder vivipare Weibchen (Sommergeneration), welche häufig geflügelt sind und rücksichtlich ihrer Organisation die Eigentümlichkeit zeigen, daß an ihrem Genitalapparat im Zusammenhange mit dem Ausfalle der Begattung ein Receptaculum seminis fehlt. Die Keimdrüsen dieser parthenogenesierenden sog. agamen Weibchen wurden als Pseudovarien bezeichnet. Der Heterogonie ist auch der sog. Saisondimor-

phismus einiger Schmetterlinge *(Araschnia levana-prorsa)* zuzurechnen (vgl. pag. 246, Fig. 231).

Die Entwicklung[1]) des Embryos erfolgt in der Regel außerhalb des mütterlichen Körpers. Eine superfiziale Furchung (Fig. 193) führt zur

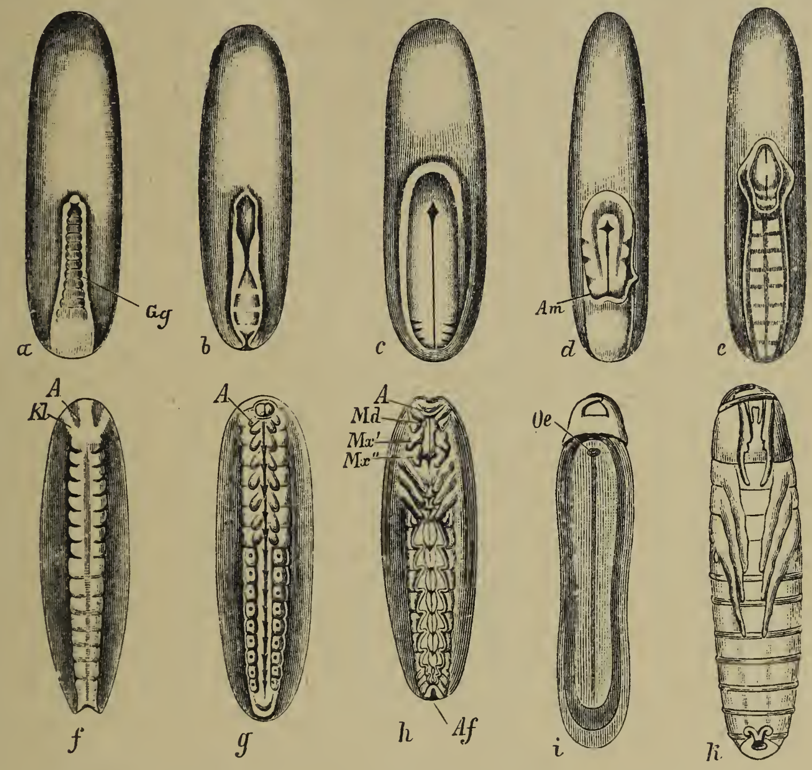


Fig. 624. Entwicklungsstadien von *Hydrous (Hydrophilus) piceus* (nach Kowalevsky).

a Schildförmige Embryonalanlage (Keimstreifen) mit erhobenen Seitenrändern *(Gg)* (Beginn der Gastrulation). — *b* Diese Ränder wachsen in der Mitte bereits zusammen. — *c* Die Rinne fast geschlossen (Schluß der Gastrula). — *d* Die Schwanzfalte der Embryonalhüllen *(Am)* hat das Hinterende der Embryonalanlage überwachsen. — *e* Die Embryonalhüllen haben die Embryonalanlage fast vollständig überwachsen. — *f* Der Keimstreifen unter den geschlossenen Embryonalhüllen. *Kl* Kopflappen, *A* Antenne. — *g* Späteres Stadium. Man sieht die Oberlippe, Fühler-, Kiefer- und Beinanlagen. Auch am ersten Abdominalsegment eine Extremitätenanlage. Am Abdomen runde Einstülpungen (Tracheenanlagen). — *h* Weiter vorgeschrittenes Stadium. Am ersten Bauchsegment noch der Extremitätenstummel. *Md* Mandibel, *Mx'* erste, *Mx''* zweite Maxille, *Af* After. — *i* Die sogenannte Rückenplatte im Stadium des Schlusses zu einem Rohre, *Oe* ihre Öffnung. — *k* Embryo vor dem Ausschlüpfen.

Anlage eines peripherischen Blastoderms und von im Dotter verbleibenden Zellen (Vitellophagen), welche später die Resorption des Dotters bewirken (abortiver Teil des Entoderms). Aus dem den Dotter umschließenden

---

[1]) A. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIII. XIV. 1863—1864. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Insekten. Ebenda. XVI. 1866. A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg 1871. Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLV. 1887. V. Graber, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten. Denkschr. Akad. Wien. 1888. J. van Rees, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose

Blastoderm geht durch Verdickung an der späteren Bauchseite die als *Keimstreifen* bezeichnete Embryonalanlage hervor. Der mediane Teil dieser Keimanlage wuchert oder stülpt sich ein und bildet die Anlage des sog. unteren Blattes (plastischer Teil des Entoderms und Mesoderms, Kowalevsky) (Fig. 624). Am Rande der Embryonalanlage erheben sich alsbald neue Falten, welche zur Entstehung der Embryonalhüllen führen; sie überwachsen die Embryonalanlage und liefern eine äußere (Serosa) und innere Hülle (Amnion) (Fig. 199). Schon vor der erwähnten Überwachsung tritt die Segmentierung auf. Sodann bilden sich im Mesoderm metamerisch Coelomsäckchen, die sich später in die primäre Leibeshöhle öffnen. Die folgenden Stadien zeigen die Anlagen der Extremitäten, welche auch an den Abdominalsegmenten auftreten. Die Anlage des Mitteldarmes (plastischer Teil des Entoderms) erfolgt durch eine mittlere Einwucherung vom sog. unteren Blatte und besteht aus einem vorderen und hinteren, dem ectodermalen Stomodaeum, bezw. Proctodaeum anliegenden Anteile und zuweilen einem beide verbindenden Zellstrang (vgl. pag. 219). Nervensystem und Tracheen gehen aus dem äußeren Keimblatte hervor. Nun reißen die Embryonalhüllen ein; sie werden nach der Dorsalseite des Embryos (oft zu einem sog. Rückenrohre) zurückgestülpt und rückgebildet; zuweilen aber trennen sich eine oder beide Embryonalhüllen vom Embryo vollständig ab. In vielen Fällen *(Rhynchoten, Libellen)* wächst der Keimstreifen in das Innere des Dotters hinein, wodurch ein innerer invaginierter Keimstreifen entsteht (Fig. 625), der später nach außen zurückgestülpt wird. Zuweilen *(Pteromalinen, Musciden)* bleiben die Embryonalhüllen rudimentär.

Die freie Entwicklung erfolgt in der Regel mittels *Metamorphose*, die nur bei den flügellosen Formen wie *Mallophagen*, *Pediculiden* wegfällt.

---

von Musca vomitoria. Zool. Jahrb. III. 1888. K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. Jena 1889. R. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. LIII. 1891. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895. W. M. Wheeler, A Contribution to Insect Embryology. Journ. Morph. VIII. 1893. C. De Bruyne, Recherches au sujet de l'intervention de la Phagocytose dans le développement des Invertébrés. Arch. Biol. XV. 1898. B. Wahl, Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax. Arb. zool. Inst. Wien. XII. 1899. A. Berlese, Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. Riv. di Patol. veg. Firenze. VIII. 1899. H. S. Pratt, The embryonic History of imaginal Discs in Melophagus ovinus etc. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. XXIX. 1900. W. Kahle, Die Paedogenesis der Cecidomyiden. Zoologica. LV. 1908. J. Nusbaum u. B. Fuliński, Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei Gryllotalpa vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCIII. 1909. C. Pérez, Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides. Arch. zool. expér. 1910. Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides. Mém. Acad. Brüssel. 1912. M. Hasper, Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus. Zool. Jahrb. XXXI. 1911. H. Strindberg, Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. CVI. 1913. Überdies vgl. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. II. 1892, ferner die Arbeiten von Deegener, Lécaillon, Hirschler u. a.

(Ametabola). Bei den einer Verwandlung unterworfenen Insekten ist die Art und der Grad der Metamorphose sehr verschieden, so daß die aus früherer Zeit überkommene Bezeichnung einer *h ılbvollkommenen* (Hemimetabola) und *vollkommenen* Metamorphose (Holometabola) in gewissem Sinne berechtigt erscheint. Im ersteren Falle *(Rhynchoten, Orthopteren)* wird der Übergang der ausschlüpfenden Larven in das ausgebildete geflügelte Insekt, die *Imago,* durch eine Anzahl frei beweglicher und Nahrung aufnehmender Larvenstadien vermittelt, welche unter Häutungen aus einander hervorgehen, mit zunehmender Größe Flügelstummel erhalten, die Anlage der Geschlechtsorgane weiter ausbilden und den geflügelten In-

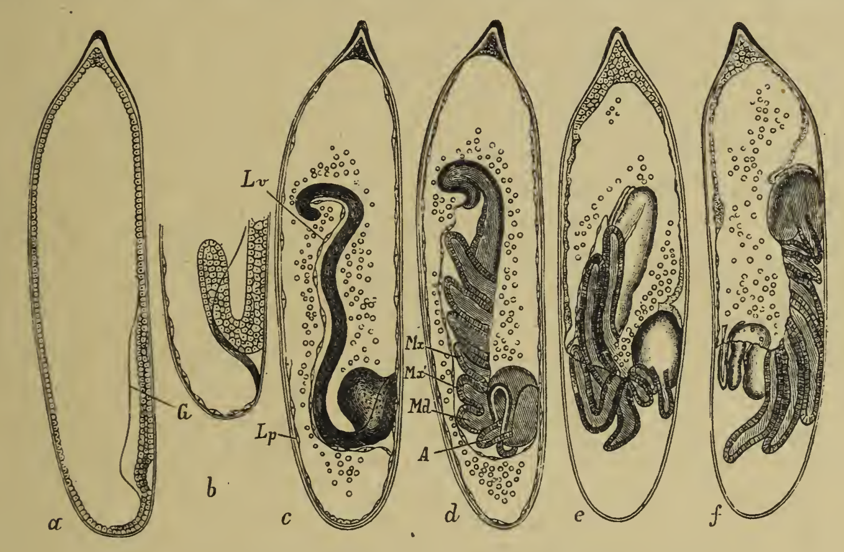


Fig. 625. Entwicklungsstadien einer Libelle *(Calopteryx virgo)* mit der Eischale (nach A. Brandt).

a Beginn des Einwachsens der Embryonalanlage in den Dotter. *G* Seitenrand derselben. — *b* Etwas älteres Stadium. — *c* Die Keimstreifenanlage vollständig eingestülpt und damit die Embryonalhüllen ausgebildet. *Lv* Amnion, *Lp* Serosa. — *d* Späteres Stadium mit Extremitätenanlagen. Die Amnionhöhle vollständig geschlossen. *A* Antenne, *Md* Mandibel, *Mx*, *Mx'* die beiden Maxillen. — *e* Stadium der Umrollung des Embryos. — *f* Letztere nahe dem Abschlusse.

sekten immer ähnlicher werden. Auch die Lebensweise und Organisation der jungen Larven kann mit der des Geschlechtstieres übereinstimmen. z. B. bei den *Hemiptera, Orthoptera, Thysanoptera.* In anderen Fällen weichen Larve und Geschlechtstier durch Lebensweise und Aufenthaltsort beträchtlich ab. So leben z. B. die *Cicaden* im Larvenalter unter der Erde und besitzen Grabfüße, während der Imagozustand auf Bäumen lebt. Die Larven der *Plecoptera, Ephemeriden* und *Odonaten* (Fig. 626) leben im Wasser unter abweichenden Ernährungsbedingungen und bestehen meist eine große Zahl von Häutungen (*Cloëon* mehr als 20); sie besitzen Tracheenkiemen und entbehren offener Stigmen, welche sich erst beim Übergang in das geflügelte Tier öffnen. Das letzte Larvenstadium mit entwickelten Flügelanlagen wird als *Nymphe* unterschieden. Bei den *Ephemeriden* wird

das dem Imagostadium vorausgehende, diesem sehr ähnliche, der Nahrungsaufnahme entbehrende Stadium als *Subimago* bezeichnet.

Vollkommen wird die Verwandlung durch das Auftreten eines meist ruhenden (nicht selten frei sich bewegenden), stets aber der Nahrungsaufnahme entbehrenden *Puppen*stadiums, mit welchem das Larvenleben abschließt. Trotz der scheinbaren Discontinuität der Entwicklung, die bei dem Übergang der Larve in die Puppe und dieser in das Stadium der *Imago* besteht, schreitet die Umgestaltung auch hier ganz allmählich vor, indem sich schon in der Larve die Anlage der Flügel und Extremitäten vollzieht, welche erst mit der Abstreifung der Haut an der Puppe äußerlich hervortreten. Auch kann die Puppe selbst mehrere Formzustände zeigen, wie z. B. bei den *Apiden*, wo sie zuerst als *Halbpuppe* (Subnymphe) einen noch kurzen Meso- und Metathorax mit kurzen Flügellappen und Gliedmaßen besitzt, während in dem späteren Zustande der Puppe diese Körperabschnitte dem Imagozustand viel näher stehen (Fig. 627). Den Puppenstadien der Insekten mit vollkommener Metamorphose sind die Nymphen bei

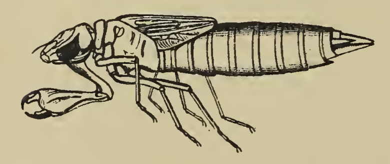


Fig. 626. *Aeschna*-Larve mit Flügelstummeln und Maske. $^1/_1$

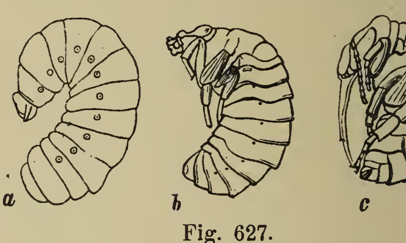


Fig. 627.

a Larve der Hummel im Stadium der Verpuppung. *b* Subnymphe (*Semipupa*). *c* Puppe (nach Packard).

den Insekten mit unvollkommener Verwandlung einigermaßen vergleichbar. Die vollkommene Verwandlung erscheint im Gegensatze zu der allmählichen kontinuierlichen Umgestaltung bei der unvollkommenen Metamorphose diskontinuierlich, ein sekundäres Verhältnis, welches phyletisch aus der kontinuierlichen abzuleiten ist. Auch erscheint alsdann die Zahl der Häutungen eine beschränkte, indem schon die 4. Häutung in das letzte (5.) Stadium der Imago überführt.

Als *Hypermetamorphose* hat man nach dem Vorgange Fabres eine Metamorphose unterschieden, welche durch das Auftreten eines puppenartigen Larvenstadiums gewissermaßen noch über die vollkommene Verwandlung hinausgeht (*Meloiden*) (Fig. 628). Doch ist in diesen Fällen die Zahl der Häutungen keineswegs vermehrt.

Verhältnismäßig nur wenige Insektenlarven zeigen eine ursprüngliche Formgestaltung und sind als phyletische aufzufassen, wie die sog. *Campodea*ähnlichen Larven der *Forficuliden, Perliden,* von *Mantispa* und manchen Käfern (*Meloiden*) (Fig. 628 *a*). In den meisten Fällen verdanken die Insektenlarven sekundären Anpassungen ihre Eigentümlichkeiten. Die Larven der *Panorpatae,* zahlreicher Käfer, der Blattwespen und Schmetterlinge sind wurmförmig (*Raupen*) und besitzen an ihren drei freien Brustsegmenten ge-

gliederte Extremitäten, häufig aber auch an den Hinterleibssegmenten eine größere oder geringere Zahl von Fußstummeln (Afterfüße). An dem wohlentwickelten Kopfe dieser Larven finden sich zwei Antennenstummel und einfache Punktaugen in verschiedener Zahl. Die Mundteile sind in der Regel beißend, auch da, wo die ausgebildeten Insekten Saugröhren besitzen, bleiben aber mit Ausnahme der Mandibeln gewöhnlich rudimentär (Freßspitzen). In anderen Fällen sind die Brust- und Hinterleibssegmente fußlos. Die am tiefsten stehenden, häufig parasitischen Larven sind die *Maden* (Fig. 614) (zahlreiche *Dipteren* und *Hymenopteren),* welche wurmförmig und meist fußlos sind und einen kleinen einziehbaren oder großenteils eingestülpten (*Dipteren*maden) Kopf besitzen.

Durch absonderliche Larvenformen ist die Metamorphose bei einigen im Larvenleben parasitierenden Hymenopteren ausgezeichnet, deren Eier in andere Insektenlarven abgelegt werden (Fig. 629).

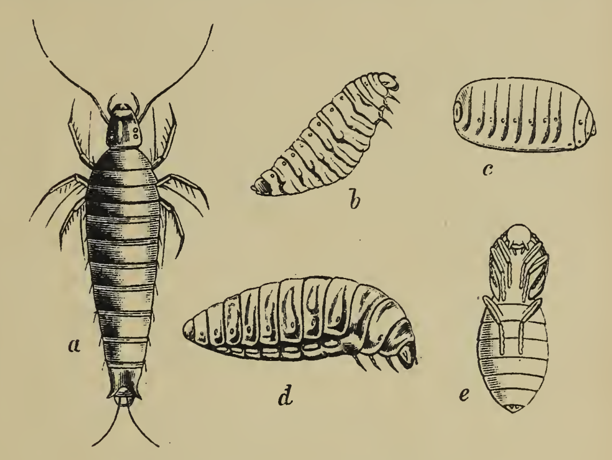


Fig. 628. Metamorphose von *Sitaris muralis (humeralis)* (nach Fabre).

a Erste Larvenform, $^{40}/_{1}$ *b* zweite Larvenform, *c* ruhendes Larvenstadium (Scheinpuppe), *d* letzte Larvenform, *e* Puppe. ca. $^{2}/_{1}$

Die Ernährungsart der Larve wechselt mannigfach, indessen prävalieren vegetabilische Substanzen, welche im Überflusse dem rasch wachsenden Körper zu Gebote stehen. Derselbe besteht meist in kurzer Zeit vier oder fünf, selten eine größere Zahl Häutungen und bringt im Laufe seines Wachstums den Körper des geflügelten Insektes zur Anlage, nicht überall durch unmittelbare Umbildung bereits vorhandener Teile, sondern zuweilen unter wesentlichen Neubildungen. In dieser Hinsicht kommen bedeutende Verschiedenheiten vor, deren Extreme bei den Dipteren durch die Gattungen *Corethra* und *Musca* repräsentiert werden. Im ersteren Falle verwandeln sich die Larvensegmente und die Gliedmaßen des Kopfes direkt in die entsprechenden Teile der Mücke, während nur Beine und Flügel nach der letzten Larvenhäutung als Neubildungen (sog. *Imaginalscheiben*) auftreten (Fig. 630). Die Muskeln des Abdomens und die übrigen Organsysteme gehen unverändert oder mit geringen Umgestaltungen in die des geflügelten Tieres über, die Bein- und Flügelmuskeln dagegen entstehen als Neubildungen. Mit diesen geringen Veränderungen steht die Beweglichkeit der Puppe und die geringe Entwicklung des Fettkörpers in Correlation. Bei *Musca* dagegen, deren ruhende Puppen von der festen tonnenförmigen Larvenhaut eingeschlossen

liegen und einen reichlichen Fettkörper besitzen, entsteht das ausgebildete Tier unter tiefgreifenden Umbildungen der Larvenorgane. Die Wand von Kopf, Thorax und Hinterleib der Imago geht aus Imaginalscheiben hervor, die, bereits beim Embryo angelegt, im Larvenkörper zur Entwicklung gelangen. Während des Puppenstadiums verwachsen diese Scheiben zur Bildung der Körperwand der Imago, während die Larvenhaut zerstört wird. Jedes Rumpfsegment der Imago wird in der Regel aus zwei (einem dorsalen und ventralen) Paaren von Imaginalscheiben aufgebaut, deren Anhänge im Thorax die Beine und Flügel darstellen. Auch die inneren Organe (Darm, Speicheldrüsen, Muskulatur, Tracheensystem) der Larve erfahren wesentliche Umgestaltungen,

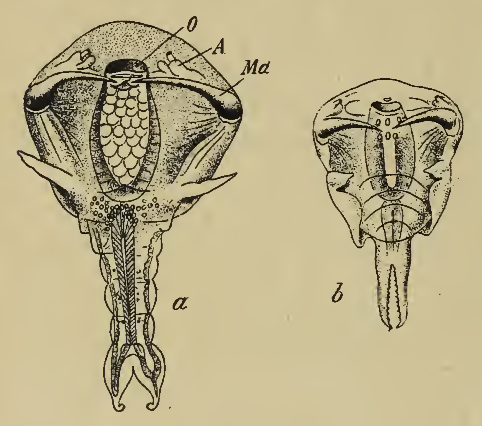


Fig. 629. Cyclopsähnliche Larven von *a Trichacis remulus*, *b Inostemma piricola* (nach Marchal). ca. 80/1
A Antenne, *Md* Mandibel, *O* Mund.

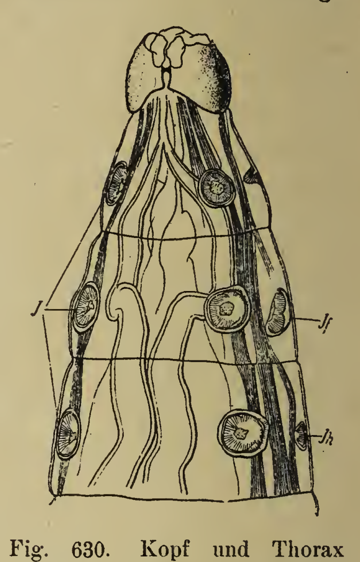


Fig. 630. Kopf und Thorax einer Pilzmückenlarve mit den Imaginalscheiben. (Original.)
J Anlagen der Füße, *Jf* Anlage des Vorderflügels, *Jh* Anlage der Haltere.

zerfallen zum Teil, um durch Neubildungen ersetzt zu werden. Der ganze Vorgang ist als ein tiefgreifender Regenerationsprozeß der Körpergewebe aufzufassen.

Hat die Larve ihre definitive Größe und Ausbildung erreicht, so schickt sie sich zur Verpuppung an. Die Larven zahlreicher Insekten verfertigen sich mittels ihrer Spinndrüsen über oder unter der Erde ein schützendes Gespinnst, in welchem sie nach Abstreifung der Haut in das Stadium der *Puppe (Chrysalis)* eintreten. Entweder liegen die äußeren Körperteile des geflügelten Insektes der gemeinsamen festen Puppenhaut an *(Lepidopteren, Pupa obtecta)*, oder sie stehen frei vom Rumpfe ab *(Coleopteren, Pupa libera)*. Bleibt die Puppe auch noch von der letzten Larvenhaut umschlossen *(Musciden)*, so heißt sie *Pupa coarctata.* Überall liegt bereits der Körper des geflügelten Insekts mit seinen äußeren Teilen in der Puppe scharf umschrieben vor, und es wird während des Puppenlebens die Umgestaltung der inneren Organisation und Reife der Ge-

schlechtsorgane vollendet. Schließlich sprengt das geflügelte Insekt die Puppenhaut, arbeitet sich mit Fühlern, Flügeln und Beinen hervor, breitet die zusammengefalteten Teile unter lebhafter Inspiration auseinander, und aus dem Enddarm tropft das während des Puppenschlafes entstandene und aufgespeicherte Harnsekret aus.

Die Lebensweise der Insekten ist so mannigfach, daß sich kaum eine allgemeine Darstellung geben läßt. Zur Nahrung dienen sowohl vegetabilische als animalische Substanzen, seien es feste Stoffe oder Flüssigkeiten, sei es im frischen oder im faulenden Zustande. Insbesondere werden die Pflanzen von den Insekten und deren Larven heimgesucht, und es existiert wohl keine Phanerogame, welche nicht eine oder mehrere Insektenarten ernährte. Umgekehrt erscheinen viele Insekten wiederum für das Gedeihen der Pflanzenwelt nützlich und notwendig, indem sie, wie zahlreiche Fliegen, Bienen und Schmetterlinge, durch Übertragung des Pollens auf die Narbe der Blüten die Befruchtung vermitteln.

Der hohen Organisation entsprechen die vielseitigen und oft wunderbaren, auf psychische Lebensäußerungen hindeutenden Handlungen. Sie werden allerdings großenteils instinktiv durch den Mechanismus der Organisation ausgeführt. Die instinktiven und psychischen Äußerungen beziehen sich zunächst auf die Erhaltung des Individuums, indem sie Mittel und Wege zum Erwerbe der Nahrung und zur Verteidigung schaffen, ganz besonders aber als sog. *Kunsttriebe* durch die Sorge um die Brut auf die Erhaltung der Art. Am einfachsten offenbart sich die letztere in der zweckmäßigen Ablage der Eier an geschützten Plätzen und an bestimmten, dem ausschlüpfenden Tiere zur Nahrung dienenden Futterpflanzen. Komplizierter werden die Handlungen des Mutterinsekts überall da, wo sich die Larve in besonders gefertigten Räumen entwickelt und nach ihrem Ausschlüpfen die erforderliche Menge geeigneter Nahrungsmittel vorfindet *(Ammophila sabulosa).* Am wunderbarsten aber bilden sich die Kunsttriebe bei einigen *Hymenopteren* (Ameisen, Wespen, Bienen) und den *Termiten* aus, welche die jungen Larven mit zugetragener Nahrung großziehen. In solchen Fällen erscheint eine große Zahl von Individuen zu gemeinsamem Wirken in sog. *Tierstaaten* mit ausgeprägter Arbeitsteilung ihrer männlichen, weiblichen und geschlechtlich verkümmerten Generationen vereinigt.

Einige Insekten erscheinen zu Tonproduktionen befähigt, die wir zum Teil als Äußerung einer inneren Stimmung aufzufassen haben. Man wird in dieser Hinsicht von den summenden Geräuschen der im Fluge befindlichen Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Dipteren (Vibrieren der Flügel, die Bedeutung des sog. Brummapparates in den Stigmen für die Tonproduktion wird bezweifelt), ebenso wohl von den knarrenden Tönen zahlreicher Käfer, welche durch die Reibung bestimmter Körpersegmente aneinander (Pronotum und Mesonotum, *Cerambycidae)* oder mit der Innenseite der Flügeldecken entstehen, abstrahieren können, obwohl es möglich bleibt, daß sie zur Abwehr feindlicher Angriffe eine Beziehung

haben. Eigentümliche Stimmorgane, welche Locktöne behufs Anregung zur Begattung erzeugen, finden sich bei den männlichen *Singzirpen (Cicada)* sowie bei den männlichen *Achetiden* und *Locustiden.* Ähnliche, wenngleich schwächer zirpende Töne produzieren beide Geschlechter der *Acridiiden.* Wie bei Käfern, desgleichen einer Anzahl von Wanzen, werden bei den genannten Orthopteren die Töne durch *Stridulationsorgane* erzeugt, indem eine mit reihenweise angeordneten Erhöhungen (Schrillzähnchen) besetzte Leiste (Schrilleiste) gegen eine stark vorspringende Kante (Schrillkante) angestrichen wird. Bei den *Achetiden* und *Locustiden* liegen diese Organe an der Basis des Vorderflügels; die *Acridiiden* streichen in der Regel eine Schrilleiste des Hinterschenkels gegen eine stark vorspringende Ader des Vorderflügels an. Bei den *Singzirpen* hingegen handelt es sich um ein am ersten Abdominalsegment gelegenes *trommelartiges Organ,* bestehend aus einer von einer Platte überdeckten elastischen Membran, die durch einen Muskel in Schwingungen versetzt wird.

Nicht ausreichend bekannt sind die Einrichtungen, auf welchen die Produktion von Tönen bei *Acherontia* beruht.

Die Verbreitung der Insekten ist eine fast allgemeine, vom Äquator an bis zu den äußersten Grenzen der Vegetation. Einige Formen sind wahre Kosmopoliten, z. B. der Distelfalter.

Fossile Insekten sind zuerst aus dem Karbon bekannt *(Palaeodictyoptera);* die Entwicklung der großen Formenmannigfaltigkeit fällt in die Kreidezeit.

In der systematischen Übersicht ist hier im allgemeinen den Auffassungen von Brauer und Handlirsch gefolgt.

1. Ordnung. **Orthoptera, Geradflügler.**[1])

Insekten mit beißenden Mundwerkzeugen, vierteiliger Unterlippe, mit zwei ungleichartigen Flügelpaaren und unvollkommener Metamorphose.

In der äußeren Erscheinung und inneren Organisation waltet große Mannigfaltigkeit ob. Meist trägt der große Kopf lange vielgliedrige Fühler, ansehnliche Facettenaugen und zwei oder drei Punktaugen. Die Mundwerkzeuge sind zum Beißen eingerichtet (Fig. 600). Die Maxillen sind mit an der Spitze gezahnter Innenlade versehen, diese von der helmförmi-

---

[1]) A. Serville, Histoire naturelle des Insectes Orthoptères. Paris 1839. T. de Charpentier, Orthoptera descripta et depicta. Leipzig 1841. L. H. Fischer, Orthoptera Europaea. Leipzig 1853. K. Brunner von Wattenwyl, Prodromus der europäischen Orthopteren. Leipzig 1882. A. de Bormans und H. Krauss, Forficulidae und Hemimeridae. Thierr. XI. Lfg. 1900. W. F. Kirby, A Synonymic Catalogue of Orthoptera. I. II. London 1904—1906. K. Brunner von Wattenwyl und J. Redtenbacher, Die Insektenfamilie der Phasmiden. Leipzig 1908. H. J. Hansen, On the Structure and Habits of Hemimerus talpoides. Entom. Tidsskr. XV. 1894. R. Heymons, Über den Genitalapparat und die Entwicklung von Hemimerus talpoides. Zool. Jahrb. Suppl. XV. 2. 1912. Vgl. außerdem die Arbeiten von Westwood, Bordas, Sinéty, Werner, Karny, Kühnle u. a.

gen häutigen Außenlade (Galea) überdeckt, mit fünfgliedrigem Taster. An der Unterlippe bleiben in der Regel die vier Laden, zuweilen selbst ihre Stipites getrennt. Die Labialtaster sind dreigliedrig. Der Prothorax zeigt sich durchweg frei beweglich. Form und Bildung der Flügel schwanken außerordentlich. Meist sind die schmalen Vorderflügel pergamentartige Flügeldecken oder wenigstens stärker und dickhäutiger als die größeren und der Länge nach zusammenlegbaren Hinterflügel. Die Flügel können auch fehlen. Verschieden verhalten sich auch die Beine, deren Tarsen selten nur aus zwei, meist aus drei bis fünf Gliedern bestehen.

Der Hinterleib bewahrt die vollzählige Segmentierung und trägt hinten zangen-, griffel-, faden- oder borstenförmige Cerci; meist gehen zehn Segmente in seine Bildung ein. Am weiblichen Abdomen findet sich zuweilen (Heuschrecken) eine Legescheide; sie entspringt am vorletzten und drittletzten Segment und besteht jederseits aus einer oberen und unteren Scheidenklappe und einem inneren, der oberen Scheidenklappe anliegenden, auf einer Rinne am oberen Rande der unteren Scheidenklappe laufenden Stachelstab (Fig. 608).



Fig. 631. *a Forficula auricularia* (nach Curtis), *b Blatta orientalis* ♂ (aus règne animal). 1/1

Viele Orthopteren besitzen an der Speiseröhre einen Kropf, ferner einen Kaumagen, auf welchen der häufig mit einigen Blinddärmchen beginnende Chylusmagen folgt. Die Speicheldrüsen sind oft außerordentlich umfangreich und mit einem blasenförmigen Reservoir versehen. Malpighische Gefäße sehr zahlreich. Einige Orthopteren besitzen Tympanalorgane. Für die Geschlechtsorgane gilt im allgemeinen das Vorhandensein zahlreicher Eiröhren und Hodenschläuche, in deren Leitungskanäle mächtige Drüsen einmünden. Eine Bursa copulatrix fehlt.

Beide Geschlechter unterscheiden sich — von der Verschiedenheit der äußeren Copulationsorgane und des Hinterleibsumfanges abgesehen — zuweilen durch geringere Größe oder Mangel der Flügel im weiblichen Geschlechte, sowie bei den springenden Orthopteren durch die Ausbildung eines Stimmorganes am Körper des Männchens. Selten besitzt auch das Weibchen den Stimmapparat in vollkommener Ausbildung *(Ephippiger)*. Die Eier werden in der Erde oder an äußere Gegenstände abgesetzt. Die Entwicklung ist eine unvollkommene Metamorphose. Die Larven der geflügelten Formen verlassen das Ei ohne Flügelstummel, stimmen sonst in Körperform und Lebensweise mit den Geschlechtstieren überein. Die meisten

ernähren sich im ausgebildeten Zustande von Früchten und Blättern, einige von tierischen Substanzen.

1. Unterordnung. *Dermaptera.* Körper langgestreckt (Fig. 631 *a*). Die Vorderflügel sind kurze, stark chitinisierte Flügeldecken, die Hinterflügel groß, fächerförmig und doppelt quergefaltet. Flügel fehlen zuweilen. Fühler schnurförmig. Unterlippe mit gespaltenen Stipites. Ocellen fehlen. Cerci ungegliedert oder eine Zange bildend.

Fam. *Forficulidae.* Ohrwürmer. Letztes Abdominalsegment mit zwei eine Zange bildenden Cerci. Genitalgänge des Männchens getrennt ausmündend oder einseitig rückgebildet. Ernähren sich von Tier- und Pflanzenstoffen, besonders Früchten, und verkriechen sich am Tage in Schlupfwinkeln. *Labidura riparia* Pall. Am Meeresstrand und Flußufern. Weit verbreitet. *Labia minor* L. Fliegt bei Tage. *Forficula auricularia* L. Europa, Asien, Afrika, Nordamerika (Fig. 631 *a*).

Fam. *Hemimeridae.* Körper blattidenähnlich, Flügel und Augen fehlen. Beine zum Laufen geeignet. Am Körperende zwei lange ungegliederte Cerci. Vivipar. Embryonalentwicklung mittels Placentarorganen. *Hemimerus talpoides* Wlk. Auf dem Fell von Cricetomys. Ost- und Westafrika.



Fig. 632.
Liogryllus campestris ♂ (aus règne animal). $^1/_1$

2. Unterordnung. *Blattodea.* Orthopteren von flacher Körperform, mit breitem, schildförmigem, den Kopf überdeckendem Prothorax. Fühler lang, vielgliedrig. Ocellen fehlen in der Regel. Beine stark, mit bestachelten Schienen, zum Laufen geeignet. Tarsen 5gliedrig. Die Vorderflügel sind große übereinander greifende Flügeldecken, können aber samt den Hinterflügeln in beiden Geschlechtern fehlen. Cerci gegliedert. Die Schaben leben von harten Stoffen und halten sich am Tage in dunklen Verstecken auf. Viele Arten sind über alle Weltteile verschleppt und richten bei massenhaftem Auftreten in Bäckereien und Magazinen großen Schaden an. Die Weibchen legen ihre Eier in Kapseln ab, welche bei *Blatta orientalis* ungefähr 40 Eier, in einer Doppelreihe gelagert, umschließen.

Fam. *Blattidae.* Mit den Charakteren der Unterordnung. *Blatta (Stylopyga) orientalis* L. Küchenschabe. Weibchen mit rudimentären Flügeln. Soll aus dem Orient in Europa eingewandert sein. Entwicklung soll vier Jahre dauern (Fig. 631 *b*). *Periplaneta americana* L., *Blattella (Phyllodromia) germanica* L. Europa, Syrien, Nordafrika. *Ectobius lapponicus* L. Nord- und Mitteleuropa. *Heterogamia aegyptiaca* L. Weibchen ungeflügelt. Östl. Mittelmeerländer, Ostindien.

3. Unterordnung. *Mantodea.* Meist größere Orthopteren mit vorderen Raubbeinen. Prothorax verlängert. Vorderflügel derber, deckenartig, Hinterflügel fächerartig. Cerci vielgliedrig. Leben vom Raube anderer In-

sekten und sind meist Bewohner der wärmeren und heißen Klimate. Die Weibchen legen ihre Eier klumpenweise an Pflanzen in einer schaumigen Kapsel ab.

Fam. *Mantidae.* Fangheuschrecken. *Mantis religiosa* L., Gottesanbeterin. Mittel- und Südeuropa (Fig. 605 *a*). *Sphodromantis bioculata* Burm. Nordafrika. *Empusa fasciata* Brullé, östl. Mittelmeerländer.

4. Unterordnung. *Phasmodea.* Körper stab- oder blattförmig. Meso- und Metathorax verwachsen. Vorderflügel deckenartig, Hinterflügel mit stark entwickeltem Fächer. Beide Flügel häufig abortiv oder fehlend. Die Füße sind Schreitbeine, deren fünfgliedrige Tarsen zwischen den Endklauen einen großen Haftlappen tragen. Cerci nicht gegliedert. Leben in den Tropengegenden und ernähren sich von Blättern. Die flügellosen Formen gleichen verdorrten Zweigen,, die geflügelten trockenen Blättern.

Fam. *Phasmatidae,* Gespenstheuschrecken. *Bacillus rossius* F. Pflanzt sich parthenogenetisch fort. Südeuropa. *Phasma fasciatum* Gray, Brasilien. *Carausius morosus* Brunner. Ostindien. *Phyllum siccifolium* L., Wandelndes Blatt. *P. pulchrifolium* Serv. Ostindien (Fig. 1).

5. Unterordnung. *Saltatoria.* Mit großem, senkrecht gestelltem Kopf. Prothorax groß, Meso- und Metathorax fest verbunden. Vorderflügel stärker chitinisiert, Hinterflügel meist groß, fächerförmig. Hinterbeine als Springbeine entwickelt. Cerci nicht gegliedert.



Fig. 633.
Gryllotalpa gryllotalpa (vulgaris) (aus règne animal). 1/1

Fam. *Acridiidae,* Feldheuschrecken. Körper seitlich komprimiert mit kurzen, schnur- oder fadenförmigen Fühlern. Pronotum schildförmig, das Mesonotum überragend. Die derben Vorderflügel meist schmal. Flügel mitunter verkümmert oder fehlend. Tympanalorgane liegen im 1. Abdominalsegmente (Fig. 598). Weibchen mit kurzer Legescheide. Die Männchen produzieren ein schrillendes Geräusch, indem sie eine gezähnte Leiste der Hinterschenkel an vorspringenden Adern der Flügeldecken anstreichen. Auch bei den Weibchen ist dieser Stridulationsapparat, wenngleich rudimentär, vorhanden, und es vermögen die Weibchen mancher Arten schwache zirpende Töne hervorzubringen. Sie halten sich vorzugsweise auf Feldern, Wiesen und Bergen auf, manche fliegen mit schnarrendem Geräusch in der Regel nur auf kurze Strecken und ernähren sich von Pflanzenteilen. *Acrida turrita* L. *(Tryxalis nasuta* L.) Südeuropa, Asien, Afrika, Australien. *Mecostethus grossus* L. *Chorthippus (Stenobothrus) lineatus* Panz. Europa. *Dociostaurus (Stauronotus) maroccanus* Thunb., marokkanische Wanderheuschrecke Mittelmeerländer. *Gomphocerus rufus* L. Mitteleuropa. *Oedipoda coerulescens* L. Mittelmeerländer. *Pachytylus migratorius* L., europäische Wanderheuschrecke, östl. Europa. Ungeheure Schwärme unternehmen gemeinsame Züge und verbreiten sich verheerend und zerstörend über Getreidefelder. *Psophus stridulus* L., Wiesenschnarre. *Acridium (Locusta) aegyptium* L. (*tartaricum* Cyr.). Mittelmeerländer. *Schistocerca peregrina* Ol., afrikanische Wanderheuschrecke. Nordafrika. *Acrydium (Tettix) subulatum* L. Europa.

Fam. *Locustidae,* Laubheuschrecken. Körper langgestreckt, meist grasgrün oder braun gefärbt, mit sehr dünnen Fühlern und meist vertikal dem Körper anliegenden

Flügeldecken. Zirporgan an der Basis der Vorderflügel. Tympanalorgan in den Schienen der Vorderbeine (Fig. 618). Weibchen mit säbelförmiger Legescheide. Die im Spätsommer oder im Herbste in der Erde abgesetzten Eier überwintern. Die Laubheuschrecken leben im Wald und Gebüsch, auch wohl auf dem Felde und sitzen hoch auf dem Gipfel der Halme oder Sträucher. Leben vom Raube. *Saga pedo* Pall. *(serrata* F.). Flügellos. Pflanzt sich parthenogenetisch fort. Österreich, Südeuropa. *Locusta (Tettigonia) viridissima* L., Heupferd, Europa. *L. cantans* Füssl. Nord- und Mitteleuropa. *Pholidoptera (Thamnotrizon) griseoaptera* Geer (*cinerea* L.). Nord- und Mitteleuropa. *Decticus verrucivorus* L. Europa. *Ephippiger ephippiger* F. *(vitium* Serv.). Flügel rudimentär. Mitteleuropa. *Troglophilus cavicola* Koll. Flügellos. In Kalksteinhöhlen und unter Laub. Österreich und Balkan.

Fam. *Achetidae,* Grabheuschrecken. Von dicker, walziger Körperform, mit dickem Kopf, meist langen, borstenförmigen Fühlern und kurzen, horizontal aufliegenden Flügeldecken, welche von den eingerollten Hinterflügeln weit überragt werden. Die Vorderbeine zuweilen Grabfüße. Das Männchen bringt durch Aneinanderreiben beider Flügeldecken, die übrigens die gleiche Bildung, Zähne einer Flügelader (Schrillader) der Unterseite und vorspringende glatte Schrillkante am Innenrande haben, schrillende Töne hervor und heftet während der Begattung an die weibliche Geschlechtsöffnung eine kolbige Spermatophore, welche bis zur Entleerung umhergetragen wird. Weibchen meist mit gerader Legescheide. Sie leben meist unterirdisch in Gängen und Höhlungen und ernähren sich sowohl von Wurzeln als von animalischen Stoffen. Die Larven schlüpfen im Sommer aus und überwintern in der Erde. *Oecanthus pellucens* Scop. Weinhähnchen. *Nemobius sylvestris* F. Mitteleuropa. *Liogryllus campestris* L. Feldgrille (Fig. 632). Europa. *Acheta (Gryllus) domestica* L., Hausheimchen. Kosmopolit. *Myrmecophila acervorum* Panz. Flügellos. Lebt in Ameisenhaufen unter Steinen. *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (*vulgaris* Latr.), Werre, Maulwurfsgrille. Europa (Fig. 633).

2. Ordnung. **Thysanoptera (Physopoda), Blasenfüßer.**[1])

Kleine Insekten mit saugenden Mundteilen, mit gleichartigen schmalen wimperhaarigen Flügeln, mit Haftscheibe an den Enden der Beine, mit unvollkommener Metamorphose.

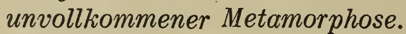




Fig. 634. *Limothrips cerealium* (aus Nördlinger).

Die Thysanopteren (Fig. 634) besitzen einen schmalen flachen Körper, welcher vier gleichartige schmale, lang behaarte Flügel trägt oder ungeflügelt ist. Die Mundteile sind saugend. Oberlippe und beide Maxillenpaare erscheinen zu einem Rohre verwachsen, in welchem drei Stechborsten, die eine Mandibel (die zweite ist atrophiert) sowie zwei der ersten Maxille zugezählte Anhänge liegen. Taster erhalten. Die zweigliedrigen Tarsen der Füße enden mit einem saugnapfartig wirkenden vorstülpbaren Haftlappen. Larven den ausgebildeten Tieren sehr ähnlich. Kleine Tiere, welche auf Blättern und Blüten leben. Bei einigen Formen soll Parthenogenese vorkommen.

---

[1]) Außer Haliday, Heeger, Karny u. a. vgl. K. Jordan, Anatomie und Biologie der Physapoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVII. 1888. J. Bohls, Die Mundwerkzeuge der Physopoden. Göttingen 1891. H. Uzel, Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königgrätz 1895. P. Buffa, Contributo allo studio anatomico della Heliothrips haemorrhoidalis. Riv. Pat. Veget. Firenze. VII. 1898.

Fam. *Thripsidae.* Mit den Charakteren der Gruppe. *Limothrips cerealium* Halid., Getreideblasenfuß, in Getreideähren. Nordeuropa, Nordamerika (Fig. 634). *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché, in Gewächshäusern eingeschleppt. *Thrips physapus* L. In verschiedenen Blüten. Europa. Hier schließt sich an *Haplothrips aculeatus* Fabr. In verschiedenen Blüten. Europa, Afrika, Asien.

3. Ordnung. **Corrodentia.**[1])

Insekten mit beißenden, zuweilen reduzierten Mundteilen, mit gleichartigen Flügeln oder flügellos, mit unvollkommener oder ohne Metamorphose.

Diese Ordnung umfaßt sowohl frei lebende Formen, wie die *Isoptera* und *Psocoidea*, als auch Ectoparasiten *(Mallophaga, Siphunculata)*. Erstere tragen zum Teil häutige Flügel, welche gleichartig entwickelt sind, die übrigen sind flügellos. Der Prothorax bleibt frei, wogegen Meso- und Metathorax zuweilen verwachsen. Die Füße erscheinen zum Laufen oder Anklammern eingerichtet. Die Mundteile sind beißend, entweder wohlentwickelt *(Isoptera)* oder teilweise reduziert *(Psocoidea, Mallophaga)*, bei den *Siphunculata* teilweise rückgebildet. Am Hinterleibe finden sich bloß bei den *Isoptera* Cerci. Entwicklung direkt oder eine unvollkommene Metamorphose.

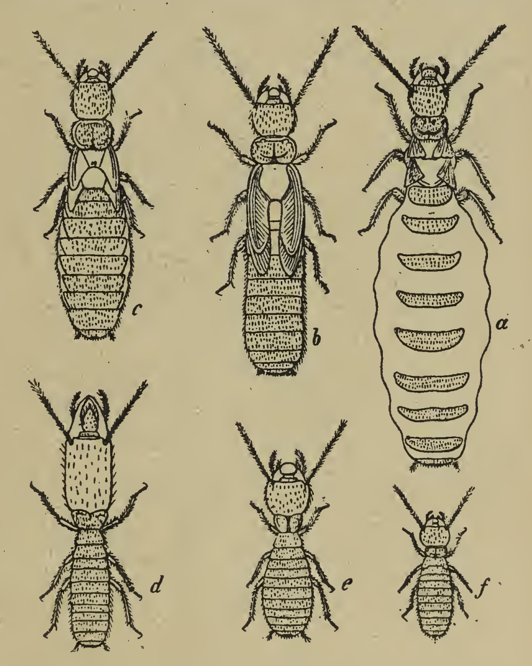


Fig. 635. *Leucotermes lucifugus* (nach Lespès). 5/1
a Trächtiges Weibchen (Königin), *b* Nymphe, *c* Nymphe der zweiten Form, *d* Soldat, *e* Arbeiter, *f* Larve.

1. Unterordnung. *Isoptera.*

In Staaten lebende Corrodentien mit großem Kopf, der beim Geschlechtstier große Komplexaugen, häufig auch Ozellen, sowie perlschnurförmige

---

[1]) Außer Froggatt, Desneux, Wasmann vgl. H. Hagen, Monographie der Termiten. Linn. Entomol., X, XII, XIV 1855, 1858, 1860. Ch. Lespès, Recherches sur l'organisation et les mœurs du Termite lucifuge. Ann. des sc. nat., 1856. Fr. Müller, Beiträge zur Kenntnis der Termiten. Jen. nat. Zeitschr., VII u. IX. 1873, 1875. B. Grassi u. A. Sandias, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Atti Accad. Gioenia. Catania 1893—1894. F. Silvestri, Ergebnisse biologischer Studien an südamerikanischen Termiten. Allg. Zeit. Ent. VII., 1902. Y. Sjöstedt, Monographie der Termiten Afrikas. Vetensk. Akad. Handl. Stockholm. XXXIV, 1901, XXXVIII, 1904. N. Holmgren, Termitenstudien. 4 Tle. Svensk. Vet. Akad. Handl. XLIV—L. 1909—1913. K. Escherich, Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909. H. Kolbe, Monographie der deutschen Psociden. Münster 1880. C. Ribaga,

Fühler trägt. Mundteile wohl entwickelt, beißend. Kiefertaster fünfgliedrig, Lippentaster dreigliedrig. Die gleichgroßen Flügel, bloß bei den Geschlechtstieren entwickelt, sind wenig geädert und zeigen eine quere Teilungsfalte am Grunde, an welcher sie abfallen. Füße zum Laufen geeignet, mit viergliedrigen Tarsen. Cerci vorhanden. Am Darm ein Kaumagen. Ernähren sich von trockenen vegetabilischen und tierischen Substanzen.

Fam. *Termitidae*, weiße Ameisen. Die Termiten leben gesellig in Vereinen verschieden gestalteter Individuen, von denen die geflügelten die Geschlechtstiere sind (Fig. 636), die ungeflügelten teils den Larven und Nymphen der ersteren entsprechen, teils eine ausgebildete, jedoch geschlechtlich verkümmerte, meist augenlose männliche und weibliche Formengruppe repräsentieren. Diese

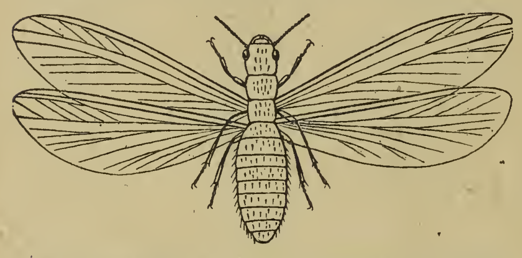


Fig. 636. Männchen von *Leucotermes lucifugus* (aus règne animal). $^5/_1$



Fig. 637. *Graphopsocus (Stenopsocus) cruciatus* (nach M'Lachlan). $^{10}/_1$

gliedert sich meist in Soldaten mit großem viereckigen Kopfe und sehr starken Mandibeln, welche die Verteidigung besorgen, und in Arbeiter mit kleinerem rundlichen Kopf und mit weniger vortretenden Mandibeln, denen die übrigen Arbeiten im Stocke obliegen (Fig. 635). Bei *Calotermes* finden sich bloß Soldaten, bei *Anoplotermes* nur Arbeiter. Jede Kolonie besitzt ein Königspaar oder auch Ersatzkönige, bezw. -Königinnen. Einzelne Arten leben in Südeuropa, die meisten aber gehören den heißen Gegenden Afrikas und Amerikas an, wo sie durch ihre Zerstörungen sowie durch ihre Bauten berüchtigt sind. Die letzteren legen sie entweder im Erdboden, in Baumstämmen, oft nur unter der Rinde, oder auf der Erde in Form von Hügeln an, die sie ganz und gar von Gängen und Höhlungen durchsetzen. Die Begattung erfolgt nicht im Fluge. Nach der Begattung werden die Flügel abgeworfen; die Königin schwillt infolge der Vergrößerung des Ovariums meist zu kolossalen Dimensionen an und beginnt häufig in besonderen Räumen des Stockes die Eier abzusetzen, die alsbald von den Arbeitern fortgeschafft werden. Als Gäste, Termitophile, leben in den Termiten-

---

Anatomia del Trichopsocus Dalii. Riv. Pat. Veg. IX. 1902. L. Landois, Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIV—XV. 1864—1865. F. Grosse, Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Ebenda. XLII. 1885. C. Giebel-Nitzsch, Insecta Epizoa. Leipzig 1874. E. Piaget, Les Pédiculines. Leide 1880. Suppl. 1885. R. E. Snodgrass, The Anatomy of the Mallophaga. California Acad. of Sc. VI. 1899. N. Cholodkovsky, Zur Morphologie der Pediculiden. Zool. Anz. 1903. G. Enderlein, Läusestudien. Zool. Anz. XXVIII. 1905. L. Fulmek, Das Rückengefäß der Mallophagen. Arb. Zool. Inst. Wien XVII. 1907. E. Mjöberg, Studien über Mallophagen und Anopluren. Arkiv f. Zool. VI. Stockholm 1910. Ferner M. Rostock und H. Kolbe, Neuroptera germanica. Zwickau 1888.

nestern gewisse Carabidenlarven, verschiedene zum Teil bizarr gestaltete Staphyliniden, einige Dipteren (so Termitoxenia Wasm.). *Mastotermes darwiniensis* Frogg. Nordaustralien. Primitivste, den Blattiden sich nähernde Form. *Calotermes flavicollis* Fabr. Südeuropa, Nordafrika. *Leucotermes lucifugus* Rossi. Südeuropa (Fig. 635, 636). *L. flavipes* Koll. Nordamerika. *Termes bellicosus* Smeathm., im tropischen Afrika, baut Erdhügel von 3—4 Meter Höhe. *Anoplotermes pacificus* Fr. Müll. Paraguay, Argentinien.

2. Unterordnung. *Psocoidea.* Kleine Corrodentien mit großem Kopf, mit vier gleichartigen zarten Flügeln, die Hinterflügel viel kleiner, oder flügellos. Mundteile beißend, Lippentaster reduziert. Fühler lang borstenförmig, Beine mit 2—3 gliedrigen Tarsen. Abdomen ohne Cerci. Am Kopfe meist drei Stirnaugen. Kein Kaumagen entwickelt.

Fam. *Psocidae,* Holzläuse. *Amphigerontia bifasciata* Latr. *Psocus nebulosus* Steph., *Pterodela (Caecilius) pedicularia* L. Nord- und Mitteleuropa, auf Laub- und



Fig. 638. *Menopon pallidum* (nach Giebel-Nitzsch). $^{36}/_1$

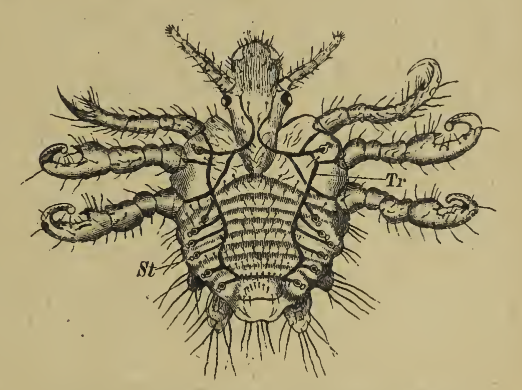


Fig. 639. *Phthirus pubis* (nach Landois). *St* Stigmen, *Tr* Tracheen. $^{35}/_1$

Nadelholz. *Caecilius flavidus* Curt. *Graphopsocus cruciatus* L. Auf Laubholz (Fig. 637). *Troctes divinatorius* Müll., *Atropos pulsatoria* L., Bücherlaus, beide flügellos, in Insektensammlungen, Büchern. Europa.

3. Unterordnung. *Mallophaga*, Pelzfresser. Flügellose kleine Corrodentien von flachem Körper. Kopf groß, Prothorax frei, Meso- und Metathorax oft verwachsen. Fühler kurz, hinter denselben die rudimentären Augen. Mundteile beißend; Maxillen verkümmert, selten mit Taster, Unterlippe mit kurzem Taster. Oberlippe zuweilen napfartig. Die kurzen Beine zum Laufen und Anklammern eingerichtet. Am Darm ein Kropf. Herz verkürzt mit nur 2—3 Spaltenpaaren. Entwicklung direkt. Ernähren sich als Ectoparasiten der Vögel und Säugetiere von deren Epidermisgebilden (Federn, Haare, Schüppchen).

Fam. *Menoponidae (Amblycera).* Mesonotum und Metanotum getrennt, Fühler geknöpft oder gekeult. *Menopon (Liotheum) pallidum* Nitzsch, auf dem Haushuhn (Fig. 638). Hier schießt sich an *Gyropus porcelli* Schrank, auf Meerschweinchen.

Fam. *Goniocotididae (Ischnocera)* Meso- und Metanotum verschmolzen. Fühler fadenförmig. *Docophorus atratus* Nitzsch, auf Krähen. *Lipeurus baculus* Nitzsch, auf Tauben. *Goniocotes (Philopterus) hologaster* Nitzsch, auf dem Haushuhn. *Nirmus gracilis* Nitzsch, auf Schwalben. Hier schließt sich an *Trichodectes latus* Nitzsch (*canis* Geer), auf dem Hund.

4. Unterordnung. *Siphunculata (Anoplura).* Flügellose kleine Insekten. Mund am Vorderende des Kopfes, mit aus der Oberlippe und einer sich anschließenden Hautfalte gebildetem vorstülpbaren Saugrohr, mit Bohrstachel (Hypopharynx) und ihm anliegenden feinen Stiletten (Maxillen), Oberkiefer rückgebildet. Komplexaugen auf ein Ommatidium reduziert. Thoraxsegmente undeutlich geschieden. Beine zum Anklammern geeignet. Entwicklung direkt. Leben parasitisch auf der Haut von Säugetieren und saugen Blut. Die birnförmigen Eier (Nisse) werden an die Haare abgelegt.

Fam. *Pediculidae,* Läuse. *Pediculus capitis* Geer, Kopflaus des Menschen. Die Jungen sind schon in achtzehn Tagen fortpflanzungsfähig. *P. vestimenti* Nitzsch, Kleiderlaus. *Phthirus (Phthirius) pubis* L., Schamlaus (Fig. 639). *Haematopinus piliferus* Burm., Hundelaus.

4. Ordnung. **Embidaria.**[1])

Kleine, im männlichen Geschlechte meist geflügelte, im weiblichen Geschlechte stets flügellose Insekten von schlankem Körper, mit freien Thoraxsegmeten, mit beißenden Mundteilen, Flügel gleichartig, häutig und wenig geädert. Metamorphose unvollkommen.

Die Embiiden (Fig. 640) bilden eine kleine Insektengruppe, welche am besten als eigene Ordnung getrennt wird. Der flache Kopf trägt fadenförmige Fühler und kleine nierenförmige oder elliptische Augen. Die Mundteile sind beißend, wie bei Orthopteren. Der Körper ist lang und schmal, der Prothorax klein, wogegen Meso- und Metathorax stärker sind. Die vier schwachen, wenig geäderten Flügel sind gleichartig, häutig; sie fehlen stets beim Weibchen, zuweilen auch beim Männchen. Am schlanken Abdomen zwei Cerci. Die Tiere spinnen Galerien. Das Spinnsekret stammt aus Drüsen, die sich in dem stark verbreiterten ersten Tarsalgliede des ersten Beinpaares finden. Die Embiiden gehören den wärmeren trockenen Gegenden an und ernähren sich vorwiegend von vegetabilischen Stoffen.



Fig. 640. *Embia mauritanica* (nach Lucas). $^{2.5}/_1$



Fig. 641. *Perla abdominalis.* $^1/_1$

Fam. *Oligotomidae.* Abdomenspitze des Männchens stark asymmetrisch. Flügel schmal, Flügelgeäder sehr reduziert. *Oligotoma nigra* Hag. Ägypten. *Haploembia solieri* Ramb. Männchen flügellos. Südeuropa.

Fam. *Embiidae.* Flügelgeäder meist vollständig entwickelt. Cerci stark asymmetrisch. *Embia mauritanica* Luc. Algier (Fig. 640).

[1]) H. A. Hagen, Monograph of the Embidina. Canadian Entom. XVII. 1885. B. Grassi, Contribuzione allo studio delle Embidine. Atti Acc. Gioenia. Catania 1894. K. Friederichs, Zur Biologie der Embiiden. Berlin. Mitth. Zool. Mus. 1906. H. A.

5. Ordnung. **Plecoptera.**[1])

Insekten von flachem Körper, mit beißenden Mundteilen, mit vier häutigen, weitmaschig geäderten gleichartigen Flügeln. Am Hinterleibsende meist zwei Cerci. Metamorphose unvollkommen.

Der Körper der Plecopteren (Fig. 641) ist langgestreckt, gleichbreit und abgeflacht. Am Kopfe finden sich lange borstenförmige Fühler, kleine Komplexaugen und drei Stirnaugen. Mundteile beißend, Kiefer klein. Der Prothorax ist groß, das Pronotum bildet einen Halsschild. Die gleichgebildeten Meso- und Metathorax tragen gleichartige zarthäutige, weitmaschig geäderte Flügel. Die Hinterflügel sind meist verbreitert, mit mehr oder minder entwickeltem Analfächer. Bei dem Männchen sind die Flügel zuweilen verkümmert. Die kräftigen Beine enden mit zwei Klauen und einem Haftlappen. Das Ende des zehngliedrigen Abdomens meist mit zwei zuweilen sehr langen Cerci. Am Thorax zuweilen Tracheenkiemen. Die Weibchen tragen die Eier einige Zeit zu einem Ballen zusammengekittet an der Genitalöffnung und lassen sie dann ins Wasser fallen. Die Campodea-ähnlichen Larven leben in fließenden Wässern unter Steinen, haben meist am Thorax Tracheenkiemenbüschel und ernähren sich vornehmlich von Ephemeridenlarven.

Fam. *Perlidae*, Afterfrühlingsfliegen. *Nemura variegata* Ol., *Chloroperla (Isopteryx) tripunctata* Scop., *Perla maxima* Scop. (*bicaudata* L.), *P. abdominalis* Burm. (Fig. 641), *Isogenus nubeculum* Newm. Nord- und Mitteleuropa. *Pteronarcys reticulata* Burm., mit büschelförmigen Tracheenkiemen, Sibirien.

6. Ordnung. **Odonata, Wasserjungfern.**[2])

Große, schlank gebaute Insekten mit querwalzigem Kopf, mit kräftigen beißenden Mundteilen, mit vier großen glasartigen, dicht netzartig geäderten Flügeln, mit unvollkommener Metamorphose.

Krauß, Monographie der Embien. Zool. LX. 1911. G. Enderlein, Die Embiidinen. Coll. Selys. Brüssel 1912. Vgl. ferner die Abhandlungen von Lucas, Verhoeff, Melander.

[1]) F. J. Pictet, Histoire naturelle des Insectes névroptères. Famille des Perlides. Genève 1841. Fr. Klapálek, Über die Geschlechtsteile der Plecopteren etc. Sitzgsb. Akad. Wien. 1896. P. Kempny, Zur Kenntnis der Plecopteren. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1898 bis 1899. G. Enderlein, Klassifikation der Plecopteren etc. Zool. Anz. 1909. F. Klapálek, Perlodidae. Coll. Selys. Brüssel 1912. Vgl. überdies die Abhandlungen von Brauer, Morton, Gerstäcker u. a.

[2]) Außer Brauer, Charpentier u. a. vgl. E. de Selys-Longchamps et H. A. Hagen, Revue des Odonates 1850. L. Dufour, Études anatomiques et physiologiques sur les larves des Libellules. Ann. sc. natur. 1852. R. Heymons, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. Akad. Berlin 1896. J. G. Needham, A genealogical study of Dragon-fly wing venation. Proc. U. S. Nation. Mus. XXVI. 1903. R. Heymons, Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven. Ann. naturhist. Hofmus. Wien. XIX. 1904. H. W. van der Weele, Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonata. Tijd. Ent. XLIX. 1906. F. Ris, Libellulinen. Coll. Selys. Brüssel 1909—1913.

Der freibewegliche Kopf trägt mächtige Komplexaugen sowie drei Punktaugen und kurze pfriemenförmige Fühler (Fig. 642). Die Mundteile sind beißend, sehr kräftig entwickelt und von der großen Oberlippe und Unterlippe bedeckt; sie bilden einen mächtigen Fangapparat. Unterkiefer stark, Taster eingliedrig. Außerdem ist ein gut entwickelter Hypopharynx vorhanden. Der Prothorax ist schmal und frei, während der große Meso- und Metathorax mit einander verwachsen sind. Die Beine nach vorne gerückt. Die Flügel in der Regel fast gleich groß, glasartig, reich genetzt; die indirekten Flugmuskeln fehlen. Der zehngliedrige schlanke Hinterleib mit zwei ungegliederten, zangenartig gegenüberstehenden Analgriffeln. Die Odonaten leben in der Nähe des Wassers vom Raube anderer Insekten, sind meist in beiden Geschlechtern verschieden gefärbt und haben einen ausdauernden raschen Flug. Bei der Begattung umfaßt das Männchen mit der Zange seines Abdomens den Nacken des Weibchens, welches seinen Hinterleib nach der Basis des männlichen Abdomens umbiegt. An dieser (am 2. Segmente) liegt von der Geschlechtsöffnung entfernt ein Kopulationsorgan, das bereits vorher mit Sperma gefüllt wurde. Die Eier werden meist ins Wasser abgesetzt. Die Larven leben im Wasser und ernähren sich ebenfalls vom Raube, zu dem sie besonders durch den Besitz einer eigentümlichen, durch die Unterlippe gebildeten Fangzange, welche die sog. Maske bildet, befähigt werden (Fig. 626). Sie atmen durch Kiementracheen, die am Ende des Hinterleibes oder im Mastdarm liegen.



Fig. 642. *Gomphus vulgatissimus* ♂ (nach Tümpel). $^1/_1$

Fam. *Libellulidae.* Basis der Vorder- und Hinterflügel verschieden. Vorn zwischen den Augen eine blasige Auftreibung (Augenschwiele). Larve mit Darmkiemen. *Libellula depressa* L., *L. quadrimaculata* L., *Somatochlora (Cordulia) metallica* Linden. Europa. Hier schließen sich an *Gomphus vulgatissimus* L. (Fig. 642), *Anax formosus* Linden, *Aeschna grandis* L. Europa.

Fam. *Agrionidae.* Basis der Vorder- und Hinterflügel gleich. Augen nicht zusammenstoßend. Larve mit drei blattförmigen Tracheenkiemen am Hinterleibsende. Darmkiemen fehlen meist. *Calopteryx virgo* L. Europa, Nordasien. *Agrion puella* L. Europa.

Einziger rezenter Repräsentant (Relikt) einer besonderen Odonaten-Familie und -Gruppe (*Anisozygoptera* Handlirsch) ist *Epiophlebia (Neopalaeophlebia) superstes* Selys. Japan.

7. Ordnung. **Ephemeroidea.**[1])

Zarte, schlanke Insekten mit verkümmerten (beißenden) Mundwerkzeugen, mit gleichartigen Flügeln, von denen das hintere Paar klein ist oder fehlt. Am Hinterende zwei oder drei lange Schwanzfäden. Mit unvollkommener Verwandlung.

Die Ephemeroideen repräsentieren einen primitiven Insektentypus. Ihr Körper (Fig. 643) ist schlank und weichhäutig. Der Kopf trägt halbkugelige, beim Männchen oft geteilte Komplexaugen sowie zwei bis drei

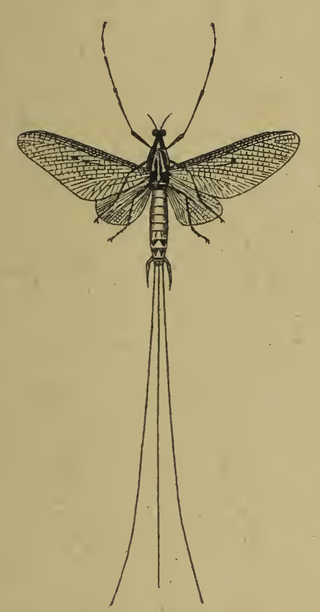


Fig. 643. *Ephemera vulgata* (aus règne animal). $^1/_1$

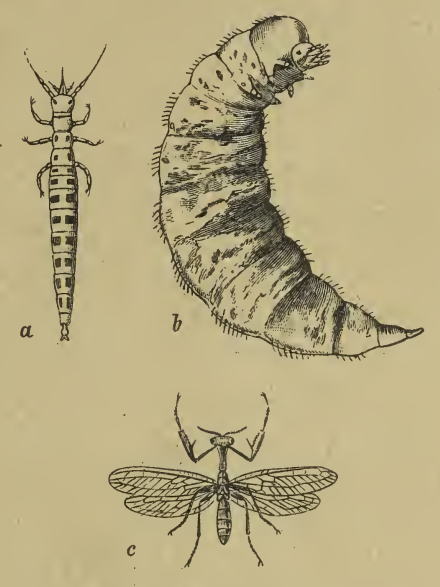


Fig. 644. *Mantispa styriaca (pagana).* *a* Larve nach dem Ausschlüpfen, $^{29}/_1$, *b* vor der Verpuppung (nach F. Brauer), ca. $^8/_1$, *c* Imagostadium (aus règne animal). $^1/_1$

Stirnaugen und kurze pfriemenförmige Fühler. Die Mundteile sind rudimentär. Der Mesothorax ist am stärksten entwickelt. Die dreieckigen Vorderflügel groß, die Hinterflügel klein, gerundet, zuweilen ganz fehlend. Das Abdomen mit deutlich erhaltenem elften Segment endet mit zwei langen Cerci und meist auch einem medianen dorsalen Fortsatz, dem Tergit des elften Segmentes. Die Genitalorgane besitzen einfache, getrennt (paarig) ausmündende Ausführungsgänge. Das Männchen mit sehr langen Vorder-

---

[1]) F. J. Pictet, Histoire naturelle des Insectes névroptères. Famille des Éphémérines. Genève et Paris 1843. A. E. Eaton, A revisional Monograph of recent Ephemeridae. Transact. Linn. Soc. London 1888. A. Vayssière, Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines. Ann. sc. nat. 1882. J. A. Palmén, Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884. C. Zimmer, Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIII. 1897. Vgl. überdies die Abhandlungen von Brauer, Heymons u. a.

beinen, am vorletzten Abdominalsegment mit zwei Kopulationszangen. Die Eintagsfliegen leben im geflügelten Zustande nur kurze Zeit, ohne Nahrung aufzunehmen, ausschließlich dem Fortpflanzungsgeschäfte. Man findet sie an warmen Sommerabenden oft in großer Menge die Luft erfüllend in der Nähe der Gewässer und trifft am andern Morgen ihre Leichen am Ufer angehäuft. Die campodeoiden Larven leben im Wasser vom Raube anderer Insekten, besitzen beißende Mundteile, am Abdomen tragen sie sechs bis sieben Doppelpaare von Tracheenkiemen und am Hinterende drei lange gefiederte Schwanzborsten (Fig. 133). Die Larven häuten sich oftmals (bei *Cloëon* mehr als zwanzigmal) und sollen nach Swammerdam drei Jahre brauchen bis zum Übergange in das geflügelte Insekt. Nach dem Abstreifen der mit Flügelstummeln versehenen Nymphenhaut erfährt das geflügelte Insekt als Subimago eine nochmalige Häutung und wird erst mit dieser zur Imago.

Fam. *Ephemeridae,* Eintagsfliegen, Hafte. Mit den Charakteren der Ordnung. *Palingenia longicauda* Ol., *Ephemera vulgata* L. (Fig. 643). *Cloëon dipterum* L., ohne Hinterflügel. Europa.

8. Ordnung. **Neuroptera, Netzflügler.**[1])

Insekten mit beißenden Mundwerkzeugen, mit freiem Prothorax, mit gleichartigen häutigen, netzförmig geäderten Flügeln und vollkommener Verwandlung.

Der kurze Kopf (Fig. 645) trägt meist schnur- oder borstenförmige Fühler sowie Komplexaugen mittlerer Größe. Stirnaugen vorhanden oder fehlend. Die Mundwerkzeuge sind beißend, an der Unterlippe beide Ladenpaare zu einer unpaaren Platte verwachsen. Der Prothorax ist stets frei beweglich, das Abdomen aus acht oder neun Segmenten zusammengesetzt. Die Beine meist zart, die Tarsen fünfgliedrig. Beide Flügelpaare sind von gleicher häutiger Beschaffenheit sowie ziemlich übereinstimmender Größe, ihr Geäder eng- oder weitmaschig genetzt, selten die Hinterflügel lang und schmal *(Nemoptera)* oder rudimentär. Am Darmkanal findet sich meist ein Saugmagen. Die Metamorphose ist



Fig. 645. *Myrmeleon formicarius* (aus règne animal), 1/1, *b* Larve, etwas vergr.

---

[1] P. Rambur, Histoire naturelle des Névroptères. Paris 1842. Fr. Brauer und Fr. Löw, Neuroptera Austriaca. Wien 1857. Fr. Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Verwandlung der Neuropteren. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. IV, V. 1854, 1855. Die Neuropteren Europas und insbesondere Österreichs etc. Wien 1876. H. Stitz, Zur Kenntnis des Genitalapparats der Neuropteren. Zool. Jahrb., XXVII. 1909. Vgl. auch Rostock und Kolbe.

eine vollkommene. Die vom Raube lebenden campodeoiden oder mit Saugzangen (Mandibeln und Maxillen jederseits zu einer Saugröhre verbunden) versehenen Larven verwandeln sich in eine ruhende Puppe, welche bei den *Sialiden* frei bleibt, bei den *Megaloptera* dagegen von einem Kokon umschlossen wird. Bei einigen Formen erscheint die Puppe vor dem Ausschlüpfen beweglich und kriecht weit herum.

Fam. *Sialidae.* Mit großem, fast wagrecht gestelltem Kopf. Flügel mäßig groß und wenig dicht geädert, liegen in der Ruhe dachförmig. Hinterleib wenig lang. Die Larven besitzen beißende Mundteile mit viergliedrigen Kiefertastern und dreigliedrigen Labialtastern. Puppe frei. *Sialis lutaria* L. Die Larve lebt im Wasser und besitzt am Hinterleib gegliederte, als Tracheenkiemen fungierende Fäden (morphologisch Extremitäten). Europa. *Corydalis cornuta* L. Nordamerika. *Raphidia ophiopsis* L., Kamelhalsfliege, Europa.

Fam. *Megaloptera.* Mit senkrecht gestelltem Kopf, Komplexaugen halbkugelig. Flügel ziemlich groß, dicht netzartig geadert, Hinterleib lang. Larven mit Saugzangen, Puppe von einem Kokon umschlossen. *Chrysopa perla* L., Florfliege. Eier lang gestielt. Die Larve lebt von Blattläusen. *Hemerobius micans* Oliv., Blattlauslöwe. Die Larven leben von Blattläusen. *Osmylus maculatus* F. (*chrysops* L.). *Sisyra fuscata* F. Larve mit langen feinen Saugzangen, besitzt fadenförmige Tracheenkiemen am Abdomen und lebt in Süßwasserschwämmen. Europa. *Nemoptera coa* L. Hinterflügel lang und schmal. Kleinasien, Türkei. *Mantispa styriaca* Poda. Vorderbeine Raubfüße. Prothorax stark verlängert (Fig. 644). Die ausschlüpfenden Larven bohren sich in die Eiersäckchen der Spinnen und saugen Eier und Junge aus. Nach der ersten Häutung reduzieren sich die Beine zu kurzen Stummeln und der Körper wird einer Hymenopterenmade ähnlich. Zur Verpuppung spinnen sie sich im Eiersack einen Kokon. Die Nymphe durchbricht das Gespinst und läuft eine Zeitlang umher, bis sie nach Abstreifung der Haut in das geflügelte Insekt übergeht. *Myrmeleon formicarius* L., Ameisenlöwe (Fig. 645). Die Larven, mit gezähnten Saugzangen und kurzem, breitem Abdomen, leben auf leichtem Sandboden, in dem sie Trichter aushöhlen. Zur Verpuppung spinnen sie eine kugelige Hülse. Europa. *Palpares libelluloides* L., Südeuropa. *Ascalaphus macaronius* Scop., südl. Mitteleuropa.



Fig. 646. *Panorpa communis*, Männchen (nach D. Sharp). 2/1

9. Ordnung. **Panorpatae.**[1])

Insekten mit schnabelförmigem Kopf, mit beißenden Mundteilen, mit vier gleichgebauten schmalen Flügeln, mit vollkommener Metamorphose.

Der Kopf der Panorpaten ist klein, senkrecht gestellt und schnabelförmig verlängert (Fig. 646). Von den Mundteilen, welche beißend sind,

[1]) Vgl. Literatur über die Neuroptera. Ferner F. Klug, Versuch einer systematischen Feststellung der Insektenfamilie Panorpatae. Abh. Akad. Berlin 1836. F. Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Panorpiden-Larven. Verh. zool.-bot Ges. Wien 1863. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise und Verwandlung der Neuropteren. Ebenda. 1871. H. Stitz, Zur Kenntnis des Genitalapparats der Panorpaten. Zool. Jahrb. XXVI. 1908. G. Enderlein, Über die Phylogenie und Klassifikation der Mecopteren etc. Zool. Anz. XXXV. 1910. T. Miyaké, Studies on the Mecoptera of Japan. Journ. Coll. of Agricult. Tokyo IV. 1913.

sind die kurzen Oberkiefer an der Spitze, die Unterkiefer am Grunde des Schnabels eingelenkt, mit der Unterlippe verwachsen. Die Fühler vielgliedrig schnurförmig, die Komplexaugen mäßig groß. Der Prothorax bleibt klein und frei. Die Flügel sind lang und schmal, nicht faltbar, einander gleich. Beine zum Laufen oder Klettern geeignet. Abdomen meist schlank. Ein Saugmagen fehlt, dagegen ist ein Kaumagen entwickelt. Leben vom Raube. Die Larven sind raupenähnlich, mit beißenden Mundwerkzeugen und leben in feuchter Erde, wo sie sich verpuppen.

Fam. *Panorpidae,* Schnabelfliegen. *Panorpa communis* L., Skorpion- oder Schnabelfliege (Fig. 646). Beim Männchen die letzten Abdominalsegmente einen dorsal umgeschlagenen Schwanz mit Zange bildend. Europa, Japan. *Bittacus tipularius* L. *Boreus hiemalis* L. Flügel verkümmert. Winterliche Tiere, auf Schnee. Europa.

10. Ordnung. **Trichoptera.**[1])

Insekten mit rudimentären Mandibeln und einem durch Unterkiefer und Unterlippe gebildeten stumpfen Saugrüssel. Flügel behaart oder beschuppt, die hinteren mit wohl entwickeltem Analfächer. Mit vollkommener Metamorphose.



Fig. 647.
a Phryganea striata, $^1/_1$, *b* die Larve (aus règne animal). $^2/_1$

Von den Neuropteren, mit denen sie meist vereinigt wurden, unterscheiden sich die Trichopteren (Fig. 647) durch die Beschuppung der Flügel und führen auch im Bau der Mundwerkzeuge zu den Lepidopteren hin. Die Mandibeln sind wie dort verkümmert, während Unterkiefer und Unterlippe einen stumpfen Rüssel bilden. Die Taster sind wohl entwickelt. In manchen Fällen werden auch Kiefertaster und Unterlippe rückgebildet. Die Fühler sind borstenförmig, die Komplexaugen halb-

[1]) J. Pictet, Recherches pour servir à l'histoire et l'anatomie des Phryganides. Genève 1834. H. Hagen, Synopsis of the British Phryganidae. Entomol. Annual for 1859, 1860 and 1861. R. MacLachlan, A monographic Revision and Synopsis of the Trichoptera of the European Fauna. London 1874—1880. M. Rostock u. H. Kolbe, Neuroptera germaniae. Zwickau 1888. E. Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXX. 1901. G. Ulmer, Über die Metamorphose der Trichopteren. Abhandl. Naturw. Ver. Hamburg 1903. A. J. Silfvenius, Beiträge zur Metamorphose der Trichopteren. Acta Soc. fenn. Helsingfors. XXVII. 1905. H. Lübben, Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb. XXIV. 1907. A. J. Siltala, Trichopterologische Untersuchungen. 2. Ebenda. Suppl. IX. 1907. Vgl. ferner Stitz, Klapálek, Wesenberg-Lund.

kugelig. Der Prothorax ist kurz, ringförmig, der Mesothorax größer als der Metathorax. Von den Flügeln die hinteren oft größer und dann fächerförmig faltbar. Hinterleib schlank. Darm ohne Saugmagen. Die Larven sind raupenähnlich oder campodeoid und besitzen beißende Mundteile und fadenförmige Tracheenkiemen an den Leibessegmenten. Sie leben im Wasser, und zwar meist in röhrenförmigen Gehäusen (Köchern), in deren Wandung sie Sandkörnchen, Pflanzenteile und leere Schneckengehäuse mittels des Sekretes einer an der Unterlippe ausmündenden Drüse zusammenspinnen. Aus diesen Röhren strecken sie den Kopf und die drei mit Beinpaaren versehenen Brustsegmente hervor und kriechen umher. Viele campodeoide Larven bauen bloß aus Fäden gebildete Gespinste (Fangnetze), die zwischen Pflanzen und Steinen befestigt sind. Die Nymphe verläßt das Gehäuse, welches ihr auch als Puppenhülle dient, um sich außerhalb des Wassers zur Imago zu verwandeln. Das geflügelte Tier hält sich in der Nähe des Wassers an Blättern und Baumstämmen auf.

Fam. *Phryganeidae*, Köcherfliegen, Frühlingsfliegen. *Phryganea grandis* L., *P. striata* L. (Fig. 647), *Limnophilus vittatus* F. Europa. *Anabolia nervosa* Leach. *Mystacides longicornis* L. (*quadrifasciata* F.). *Hydropsyche angustipennis* Curt. Gehäuse an Steinen befestigt. *Rhyacophila vulgaris* Pict. Süddeutschland. Bei *Helicopsyche* Bremi ist das Larvengehäuse schneckenförmig gewunden.

11. Ordnung. **Lepidoptera, Schmetterlinge.**[1])

Insekten mit einem aus den Unterkiefern gebildeten Saugrüssel, mit vier gleichartigen, beschuppten Flügeln, mit verwachsenem Prothorax und vollkommener Metamorphose.

Der frei eingelenkte, dicht behaarte Kopf trägt große halbkugelige Facettenaugen und zuweilen zwei Punktaugen. Die Antennen sind vielgliedrig, oft borsten- oder fadenförmig, auch keulenförmig und nicht minder selten gesägt oder gekämmt. Die Mundteile (Fig. 602) sind zum Aufsaugen

[1]) J. Hübner, Sammlung europäischer Schmetterlinge. Augsburg 1793—1827. W. Herrich-Schäffer, Systematische Beschreibung der Schmetterlinge von Europa. 5 Bde. Regensburg 1843—1855. Alfred Walter, Palpus maxillaris lepidopterorum. Jen. naturwiss. Zeitschr. XVIII, 1884. A. Spuler, Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zool. LIII. 1892. K. W. Genthe, Die Mundwerkzeuge der Mikrolepidopteren. Zool. Jahrb. X. 1897. G. F. Hampson, Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the British Museum. London 1898—1913. O. Staudinger u. H. Rebel, Katalog der Lepidopteren des palaearctischen Faunengebietes. Berlin 1901. K. G. Illig, Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica. XXXVIII. 1902. E. Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIV. 1903. H. Freiling, Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge etc. Ebendas. XCII. 1909. R. Vogel, Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. Ebendas. XCVIII. 1911. E. Urbahn, Abdominale Duftorgane bei weiblichen Schmetterlingen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. L. 1913. Vgl. außerdem die Schriften von Ochsenheimer und Treitschke, Herold Comstock, Weismann, Meyrick, A. S. Packard, Standfuss, Chapman, Poljanec, Stobbe u. a.

flüssiger Nahrung, besonders süßer Honigsäfte, umgestaltet, zuweilen aber sehr verkürzt oder ganz rückgebildet. Oberlippe und Mandibeln verkümmern zu Rudimenten, letztere häufig vollständig, dagegen verlängern sich die Außenladen der Unterkiefer in Form von dicht gegliederten Halbrinnen und legen sich zu dem spiralig aufgerollten *Rüssel (Rollzunge)* zusammen, dessen oberflächliche Dörnchen zum Aufritzen der Nectarien dienen, während durch die Höhlung die Honigsäfte unter dem Einflusse pumpender Bewegungen der Speiseröhre aufgesaugt werden. Die Kiefertaster sind zuweilen ganz geschwunden, bleiben aber in der Regel rudimentär und nur ein- oder zweigliedrig, mit Ausnahme der *Tineiden*, welche einen fünfgliedrigen Maxillartaster besitzen. Bei *Micropteryx* sind entwickelte Mandibeln und Maxillen mit getrennten Laden gefunden worden. In der Ruhe liegt der Rüssel unterhalb der Mundöffnung zusammengerollt, seitlich von den großen dreigliedrigen, oft buschig behaarten Lippentastern begrenzt, welche der rudimentären dreieckigen Unterlippe aufsitzen.

Die drei Ringe der Brust sind innig miteinander verschmolzen und wie fast alle äußeren Körperteile dicht behaart. Die meist umfangreichen, nur selten ganz rudimentären Flügel, von denen die vorderen meist an Größe hervorragen, zeichnen sich durch teilweise oder vollständige Überkleidung mit schuppenförmigen Haaren aus, welche dachziegelförmig übereinander liegen und die äußerst mannigfache Zeichnung, Färbung und das Irisieren des Flügels bedingen. Es sind kleine, meist fein gerippte und gezähnelte Blättchen, welche mit stielförmiger Wurzel in Poren der Flügelhaut stecken. Beide Flügelpaare sind häufig durch Retinacula miteinander verbunden, indem vom oberen Rande der Hinterflügel eine Haftborste *(Frenulum)* in ein Bändchen der Vorderflügel eingreift oder ein Haftlappen *(Jugum)* des Vorderflügels die Verbindung bewerkstelligt. An den Flügeln finden sich zahlreiche Sinnesorgane (Sinneskuppeln und -haare) vor. Die Beine sind zart und schwach, ihre Schienen mit ansehnlichen Sporen bewaffnet, die Tarsen fünfgliedrig. Der sechs- bis siebengliedrige Hinterleib ist ebenfalls dicht behaart und endet nicht selten mit einem stark vortretenden Haarbüschel.

Das Gehirn ist zweilappig. Die Bauchganglienkette reduziert sich, von dem unteren Schlundganglion abgesehen, auf zwei Brustknoten (der größere zweite aus der Verschmelzung von vier Ganglien hervorgegangen) und auf vier oder fünf Knoten des Hinterleibes (Fig. 613). Der Darmkanal besitzt eine lange, mit einem gestielten Kropf verbundene Speiseröhre und zwei bis sechs Malpighische Gefäße. Die Ovarien bestehen jederseits aus vier sehr langen vielkammerigen Eiröhren. Der Ausführungsapparat besitzt eine große Begattungstasche, welche unterhalb der Genitalöffnung selbständig nach außen mündet (Fig. 619). Die beiden langen Hodenkanäle sind zu einem unpaaren, meist lebhaft gefärbten Körper verpackt. Nicht selten entfernen sich beide Geschlechter durch Größe, Färbung und Flügelbildung in auffallendem Dimorphismus. Die Männchen sind oft lebhafter und prachtvoller gefärbt. Auch kommt im weiblichen Geschlechte bei

mehreren Schmetterlingen Dimorphismus oder Polymorphismus vor. Manche Arten zeigen in beiden Geschlechtern nach der Jahreszeit bedeutende Verschiedenheiten der Färbung (Saisondimorphismus, der auch in den Tropen auftritt) (Fig. 231). Parthenogenese kommt ausnahmsweise bei *Bombycimorphen*, regelmäßig bei vielen Sackträgern *(Psychiden)* (Fig. 648) und einigen Motten *(Solenobia)* (Fig. 649) vor, deren larvenähnliche Weibchen der Flügel entbehren.

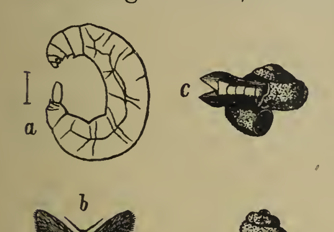


Fig. 648. *Apterona crenulella (Psyche helix)*. *a* Weibchen, *b* Männchen 1/1, *c* Gehäuse der männlichen 3/1, *d* der weiblichen Raupe x/1 (nach Claus).

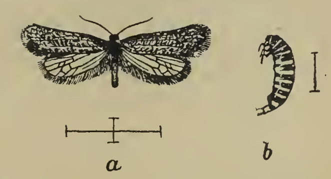


Fig. 649. *Solenobia triquetrella*. *a* Männchen, *b* Weibchen.

Die Larven *(Raupen)* besitzen kauende Freßwerkzeuge (Fig. 650), leben am Lande, selten im Wasser und nähren sich vorzugsweise von Pflanzenteilen. An ihrem großen harthäutigen Kopfe finden sich dreigliedrige kurze Antennen und vier oder sechs Punktaugen. Überall folgen auf die drei fünfgliedrigen konischen Beinpaare der Brustringe noch Afterfüße, entweder meist nur zwei Paare, wie bei den Spannerraupen, oder fünf Paare, welche dann dem dritten bis sechsten und letzten Abdominalringe angehören. Die Raupen befestigen sich vor der Verpuppung an geschützten Orten oder spinnen sich Kokons und verwandeln sich in Pupae liberae oder P. obtectae. Die Imagines besitzen in der Regel eine kurze Lebensdauer. Manche überwintern als Imagines. Dem Schaden einiger sehr verbreiteten Raupenarten an Waldungen und Kulturpflanzen wird durch die Verfolgungen ein Ziel gesetzt, welche sie vonseiten bestimmter *Ichneumoniden* und *Tachinen* zu erleiden haben.

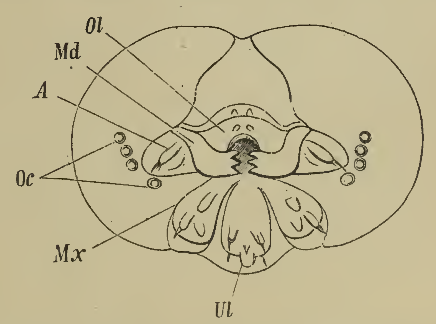


Fig. 650. Kopf und Mundteile einer Raupe *(Bombyx mori)*.

Oc Ocellen, *A* Antenne, *Ol* Oberlippe, *Md* Mandibel, *Mx* Maxille, *Ul* Unterlippe.

In der folgenden systematischen Übersicht ist im allgemeinen den Auffassungen von Comstock, Meyrick, Rebel gefolgt.

1. Unterordnung. *Jugatae*. Vorder- und Hinterflügel mit fast übereinstimmendem Geäder und durch einen Haftlappen (Jugum) des Vorderflügels vereint. Sind die primitivsten Schmetterlinge.

Fam. *Micropterygidae*. Mandibeln wohl entwickelt, Maxillen mit Lobus externus und internus, keine Rollzunge bildend, Maxillartaster sechsgliedrig. Larve jener von Panorpa ähnlich. *Micropteryx calthella* L. Europa.

Fam. *Eriocraniidae.* Mandibeln reduziert. Maxillen einen kurzen Rollrüssel bildend, Lobus internus rudimentär. Maxillartaster sechsgliedrig. Larve fußlos. *Eriocrania sparmanella* Bosc, Mitteleuropa.

Fam. *Hepialidae.* Rollrüssel und Maxillarpalpen fehlen, ebenso die Tibialsporen. *Hepialus humuli* L. Hopfenspinner. Europa.

2. Unterordnung. *Frenatae.* Eine Haftborste (Frenulum) des Hinterflügels bewirkt die Verbindung mit dem Vorderflügel. Hinterflügel mit reduziertem Geäder.

1. Tribus. *Tineaemorpha.*

Fam. *Tineidae,* Motten, Schaben. Flügel schmal, zugespitzt, langgefranst. Mandibelrudiment groß, ebenso der meist fünfgliedrige Maxillartaster. Die Raupen bohren Gänge in Pflanzen (Minierraupen) oder leben in Säcken, manche von tierischen Substanzen. *Tinea granella* L., Kornmotte. Raupe als „weißer Kornwurm" bekannt. *T. pellionella* L., Kleidermotte. *T. tapetiella* L., Tapetenmotte. *Solenobia pineti* Zell. *(lichenella), S. triquetrella* F. R. Weibchen flügellos (Fig. 649). Die Raupen leben in kurzen Säcken. Pflanzen sich teilweise parthenogenetisch fort. Hier schließt sich an *Adela degeerella* L. sowie *Hyponomeuta evonymella* L., Spindelbaummotte. Die Raupen leben gesellig in Gespinsten. Europa.

Fam. *Sesiidae,* Glasflügler. Hymenopterenähnlich. Rüssel oft verkümmert. Flügel schmal, meist glashell. *Trochilium apiforme* L. (Fig. 3 a). *Sesia tipuliformis* Clerck. Europa.

Fam. *Psychidae.* Rüssel fehlt. Weibchen flügellos, lebt wie die Larven in sackförmigen Gehäusen. Pflanzen sich zum Teil auch parthenogenetisch fort. *Psyche unicolor* Hfn. *Apterona crenulella* Brd. (*Psyche helix* Cls.) Weibchen larvenförmig. Raupensack schneckenförmig gewunden und mit Sandkörnchen bedeckt (Fig. 648). Europa.

2. Tribus. *Tortricimorpha.*

Fam. *Tortricidae,* Wickler. Flügel kurz gefranst, die vorderen langgestreckt, die hinteren breiter. Rollrüssel kurz, kräftig. Maxillartaster buschig behaart. Raupen leben meist in zusammengerollten Blättern, auch in Früchten. *Tortrix viridana* L., Eichenwickler. *Grapholitha funebrana* Tr., Pflaumenwickler. *Carpocapsa pomonella* L., Apfelwickler. *Conchylis ambiguella* Hb., Traubenwickler. Raupe als „Sauerwurm" bekannt. Europa.

Fam. *Cossidae.* Spinnerartig. Rüssel fehlt. Die Raupen leben meist im Marke von Pflanzen. *Cossus cossus* L. (*ligniperda* F.), Weidenbohrer. *Zeuzera pyrina* L. (*aesculi* L.), Blausieb. Europa.

3. Tribus. *Pyralimorpha.*

Fam. *Pyralidae,* Zünsler. Vorderflügel dreieckig, Hinterflügel rundlich. Raupen meist in zusammengesponnenen Blättern, einige leben im Wasser. *Galleria mellonella* L. Wachsmotte, in Bienenstöcken. *Aglossa pinguinalis* L., Fettschabe. *Pyralis farinalis* L., Mehlzünsler. *Nymphula (Hydrocampa) nymphaeata* L. Raupe im Wasser, ebenso bei *Parapoynx stratiotata* L. und *Acentropus niveus* Ol. *Crambus pascuellus* L. Alle Europa.

Fam. *Pterophoridae,* Federgeistchen. Flügel in federartige Lappen gespalten. Mandibelrudimente sehr groß. Maxillartaster eingliedrig. *Pterophorus monodactylus* L., *Aciptilia pentadactyla* L., *Alucita hexadactyla* L. Europa.

4. Tribus. *Zygaenaemorpha.*

Fam. *Zygaenidae,* Widderchen. Mittelgroße träge Tagfalter. Körper meist plump. Vorderflügel schmal, Hinterflügel kurzgefranst. Fühler keulenförmig. Raupen asselförmig, verpuppen sich in einem festen glänzenden Gespinste. *Ino statices* L. *Zygaena filipendulae* L. *Z. lonicerae* Esp. Europa.

5. Tribus. *Arctiaemorpha.*

Fam. *Lithosiidae.* Körper schlank. Flügel groß und zart, die vorderen schmal, die hinteren sehr breit. Stirnaugen fehlen. Raupen meist auf Flechten. *Lithosia deplana* Esp. Europa.

Fam. *Arctiidae,* Bärenspinner. Mittelgroße bis große Falter mit kräftigem Körper. Flügel breit. Stirnaugen vorhanden. Fliegen meist bei Nacht. Die Raupen (Bärenraupen) mit lang behaarten Warzen. *Arctia caja* L. *Callimorpha dominula* L. *C. quadripunctata* Poda (*hera* L.). Europa.

Fam. *Syntomidae.* Körper schlank. Fühler fadenförmig. Vorderflügel lang dreieckig, Hinterflügel sehr klein. Ohne Nebenaugen. Raupe mit behaarten Warzen. *Syntomis phegea* L. Europa.

6. Tribus. *Geometrina.*

Fam. *Uraniidae.* Papilionidenähnlich, oft glänzend gefärbt. Fühler borstenförmig. Fliegen bei Tage. Tropische Formen. *Urania leilus* L. Südamerika.

Fam. *Geometridae, Spanner.* Meist von schlankem Körperbau, seltener spinnerartig, mit großen, in der Ruhe dachförmig ausgebreiteten Flügeln. Kopf klein, Fühler borstenförmig, oft gekämmt. Rüssel schwach, Maxillartaster ein- oder zweigliedrig. Die Raupen mit zehn bis zwölf Füßen bewegen sich spannend. Vorzugsweise nächtliche Tiere. *Abraxas grossulariata* L. Harlekin. *Hybernia defoliaria* L., großer Frostspanner. Weibchen flügellos. *Bupalus piniarius* L. Kiefernspanner. *Geometra papilionária* L. Buchenspanner. *Cheimatobia brumata* L. Frostspanner. Weibchen mit verkümmerten Flügeln. *Acidalia trilineata* Scop. Europa.



Fig. 651. *Orgyia antiqua* (aus règne animal). 1/1 *a* Männchen, *b* Weibchen.

7. Tribus. *Noctuina.*

Fam. *Noctuidae,* Eulen. Nachtschmetterlinge mit breitem, nach hinten verschmälertem Leib und düster gefärbten Flügeln. Fühler lang, borstenförmig, beim Männchen zuweilen gekämmt. Maxillarstaster zwei-, seltener dreigliedrig. Flügel in der Ruhe dachförmig. Die bald nackten, bald behaarten Raupen besitzen meist 16, seltener durch Verkümmerung der vorderen Bauchfüße 12 oder 14 Beine und verpuppen sich großenteils in der Erde. *Diloba caeruleocephala* L. *Acronicta psi* L. *Mamestra brassicae* L., Kohleule. *Cucullia verbasci* L. *Panolis griseovariegata* Göze (*piniperda* Esp.), Kieferneule, *Agrotis segetum* Schiff., Saateule. *Catocala fulminea* Scop. (*paranympha* L.), gelbes Ordensband. *C. nupta* L., *C. elocata* Esp., *C. sponsa* L., rote Ordensbänder. *C. fraxini* L., blaues Ordensband. *Plusia gamma* L. *P. chrysitis* L. Europa.

8. Tribus. *Bombycimorpha.*

Fam. *Bombycidae,* Spinner. Nachtschmetterlinge von plumpem Körperbau, wollig behaart. Flügel nicht sehr groß. Vorderflügel mit vorgezogener Spitze. Fühler in beiden Geschlechtern doppeltkammzähnig. Rüssel ganz rückgebildet. Labialpalpen sehr klein. Raupe nackt. *Bombyx mori* L., echter Seidenspinner. Heimat China.

Fam. *Saturniidae.* Große Nachtschmetterlinge mit dickem, wollig behaartem Körper, mit großen Flügeln. Rüssel fehlt meist. Beine sehr kurz, spornlos. Raupen mit kurz behaarten Warzen. *Saturnia pyri* Bkh., großes Nachtpfauenauge. *S. pavonia* L., kleines Nachtpfauenauge. *Aglia tau* L. Europa. *Attacus atlas* L. China, Ostindien. *Philosamia cynthia* Drury. China. *Antheraea yamamai* Guér. Japan. *Samia cecropia* L. Nordamerika, die letzten drei zur Gewinnung von Seide gezüchtet.

Fam. *Lasiocampidae,* Glucken. Große oder kleine kräftige Nachtschmetterlinge mit dichtbehaartem Körper, mit breiten kräftigen, verhältnismäßig kleinen Flügeln. Beine kurz und stark. Raupen weichhaarig, mit seitlich ventralen Haarbüscheln.

Malacosoma neustria L. Ringelspinner. *Lasiocampa quercus* L. *Macrothylacia rubi* L. Brombeerspinner. *Gastropacha quercifolia* L. Kupferglucke. Flügel tief gezähnt. *Dendrolimus pini* L. Kieferspinner. *Cosmotriche potatoria* L. Europa.

Fam. *Lymantriidae (Liparidae).* Mäßig große Nachtschmetterlinge von plumpem behaartem Körper. Rüssel rudimentär. Fühler kurz, Flügel breit. Raupen mit behaarten Warzen oder Haarbüscheln. *Orgyia antiqua* L. Weibchen mit Flügelstummeln (Fig. 651). *Dasychira pudibunda* L. *Euproctis chrysorrhoea* L. Goldafter. *Stilpnotia salicis* L. Weidenspinner. *Lymantria (Liparis) dispar* L. Schwammspinner. *L. (Psilura) monacha* L. Nonne. Europa.

Fam. *Notodontidae.* Mittelgroße Nachtschmetterlinge von meist plumpem, stark behaartem Körper. Rüssel kurz. Beine kurz. Vorderflügel schmal. Raupen nackt oder dünn behaart. *Dicranura (Harpyia) vinula* L. Gabelschwanz. Raupe mit zwei langen Schwanzspitzen. *Stauropus fagi* L. Buchenspinner. Raupe mit langen Brustfüßen. *Notodonta ziczac* L. Hier schließt sich an *Thaumetopoea (Cnethocampa) processionea* L. Prozessionsspinner. Europa.

9. Tribus. *Sphingina.*

Fam. *Sphingidae,* Schwärmer. Mit kräftigem Körper. Hinterleib gestreckt, am Ende zugespitzt. Flügel stark, Vorderflügel lang und schmal, Hinterflügel kurz. Fühler kantig. Rüssel meist sehr lang. Raupen nackt, meist mit einem Afterhorn versehen, verpuppen sich in der Erde. Die Schwärmer fliegen in der Dämmerung, einige auch am Tage. *Acherontia atropos* L. Totenkopf. *Smerinthus ocellatus* L. Abendpfauenauge. *Amorpha populi* L. Pappelschwärmer. *Daphnis nerii* L. Oleanderschwärmer. *Sphinx ligustri* L. Ligusterschwärmer. *Protoparce convolvuli* L. Windig. *Deilephila euphorbiae* L. Wolfsmilchschwärmer. *Pergesa elpenor* L. Weinschwärmer. *Macroglossum stellatarum* L. Taubenschwanz. Alle Europa.

10. Tribus. *Grypocera.*

Fam. *Hesperiidae.* Kleine Tagschmetterlinge mit plumpem Körper und kurzen Flügeln. Haftborste fehlt. Kopf breit. Fühler kurz, keulenförmig, in eine umgebogene Spitze ausgezogen. Die Raupen meist nackt mit scharf abgesetztem Kopf, verpuppen sich in einem Gespinst. *Augiades comma* L. *Hesperia malvae* L. Europa.

11. Tribus. *Rhopalocera.* Haftborste stets rückgebildet.

Fam. *Papilionidae.* Zum Teil große Tagfalter. Fühler kurz mit länglich kolbenförmiger Verbreiterung. Hinterflügel am Innenrande ausgeschnitten. Raupe mit vorstreckbarer Gabel hinter dem Kopfe. Puppe frei, ohne Kokon, mit Fäden kopfaufwärts befestigt. *Ornithoptera priamus* L. Molukken. *Papilio paris* L. Ostindien. *P. polytes L. (pamon).* Ostindien. *P. memnon* L. Ostasien. *P. podalirius* L. Segelspitze. *P. machaon* L. Schwalbenschwanz. *Thais polyxena* Schiff. *Parnassius apollo* L. Die Weibchen tragen am Hinterende einen taschenförmigen Anhang (Begattungszeichen v. Siebold). Europa.

Fam. *Pieridae,* Weißlinge. Weiß oder gelb gefärbte Tagfalter von mittlerer Größe mit ganzrandigen Flügeln. Raupen dünn behaart, Puppe ohne Kokon, an einem Faden befestigt. *Aporia crataegi* L. Heckenweißling. *Pieris brassicae* L. Kohlweißling. *P. napi* L., *P. rapae* L., *Euchloë cardamines* L. *Colias hyale* L. *Gonepteryx rhamni* L. Zitronenfalter. Europa.

Fam. *Lycaenidae,* Bläulinge. Kleine Tagfalter, dunkelbraun, im männlichen Geschlechte meist blau oder feuerfarben. Vorderbeine etwas kleiner als die Mittelbeine. Raupen asselförmig, fein behaart, einige myrmecophil. Die dicke Puppe mit einem Faden um den Leib befestigt. *Chrysophanus virgaureae* L. *Ch. phlaeas* L. *Thecla betulae* L. *Lycaena icarus* Rott. Europa.

Fam. *Nymphalidae.* Vorderbeine verkümmert. Raupen mit dornigen Auswüchsen oder kurz behaart. Puppe meist frei am After hängend. Tagfalter. *Melanargia galathea* L. *Satyrus semele* L. *Epinephele jurtina* L. *(janira).* *Charaxes jasius* L. *Apatura iris* L. Schillerfalter. *Limenitis populi* L. Eisvogel. *Araschnia levana* Ochsh.

(prorsa) (Fig. 231). *Pyrameis cardui* L. Distelfalter. *P. atalanta* L. Admiral. *Vanessa antiopa* L. Trauermantel. *V. io* L. Tagpfauenauge. *V. urticae* L., kleiner Fuchs. *V. polychloros* L., großer Fuchs. *Polygonia c-album* L. *Argynnis paphia* L., Kaisermantel. *A. latonia* L., kleiner Perlmutterfalter. *Melitaea cinxia* L. Europa. *Hypolimnas (Diadema) anthedon* Doubl. Trop. Westafrika. *Kallima inachis* Bsd. Ostindien Hier fügt sich an *Morpho cypris* Westw. Kolumbien.

Hier schließen sich an die Fam. *Danaidae, Acraeidae* und *Heliconiidae* (Fig. 2 b).

12. Ordnung. **Diptera, Zweiflügler.**[1])

Insekten mit saugenden und stechenden Mundteilen, mit häutigen Vorderflügeln, zu Schwingkolben (Halteren) verkümmerten Hinterflügeln, mit vollkommener Metamorphose.

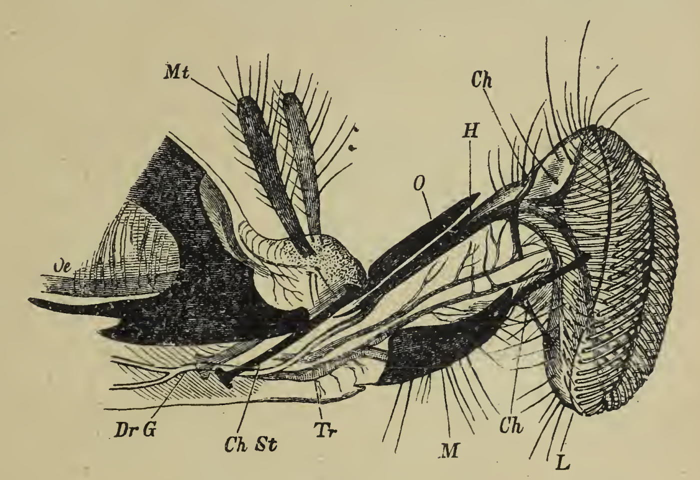


Fig. 652. Rüssel einer Fliege.

Ch St Chitinstützen der Oberlippe (Reste der Maxillen), *O* Oberlippe, *Oe* Oesophagus, *L* Unterlippe (Labellen), *Ch Ch'* ihre Chitinstützen, *M* Mentum, *Mt* Maxillartaster, *H* Hypopharynx, *Dr G* Ausführungsgang der Speicheldrüsen, *Tr* Tracheen.

Der freibewegliche Kopf ist mittels eines engen und kurzen Halses eingelenkt und trägt große Facettenaugen. In der Regel sind drei Ocellen vorhanden. Die Fühler bleiben entweder klein, dreigliedrig und tragen häufig an der Spitze eine Fühlerborste (Arista) (Fig. 599 *k*) oder sind schnurförmig, von bedeutender Länge und aus einer großen Gliederzahl zusammengesetzt. Die Mundwerkzeuge bilden die als Schöpfrüssel *(Proboscis, Haustellum)* bekannte Form von Saugorganen, in denen die Kiefer und eine unpaare, an der unteren Pharynxwand entspringende

[1]) J. W. Meigen, Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. 7 Teile. Aachen 1818—1838. C. R. G. Wiedemann, Außereuropäische zweiflügelige Insekten. 2 Teile. Hamm 1828—1830. R. Leuckart, Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen. Abh. naturf. Gesellsch. Halle, IV. 1858. R. Schiner, Fauna austriaca (Fliegen). Wien 1860. A. Weismann, Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Zeitschr. f. wiss. Zool. XVI. 1866. E. Becher, Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschr. Akad. Wien 1882. F. Brauer, Monographie der Oestriden. Wien 1863. Die Zweiflügler des kais. Museums zu Wien. I—III. Denkschr. Akad. Wien 1880—1883. W. Kahle, Die Paedogenesis der Cecidomyiden. Zoologica LV. 1908. E. Massonnat, Contribution à l'étude des Pupipares. Ann. Univ. Lyon. 1909. H. Pflugstaedt, Die Halteren der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. C. 1912. Vgl. ferner die Schriften von van der Wulp, De Meijere, Loew, Vaney, Girschner, Jost, Hewitt, Weinland, Pantel u. a.

Borste, der Hypopharynx, als Stechorgane auftreten können (Fig. 604). In den letzteren mündet der gemeinsame Ausführungsgang der Speicheldrüsen. Oberlippe meist spitz. Die Mandibeln fehlen im männlichen Geschlechte, sowie bei sämtlichen *Cyclorhapha* auch beim Weibchen. Die Saugröhre, vornehmlich aus der Unterlippe gebildet, endet häufig mit schwammig aufgetriebenen Endlippen, den Labellen (den umgeformten Lippentastern) (Fig. 652, 653), während die Unterkiefer Taster tragen, welche bei Verschmelzung der Kieferreste mit der Unterlippe dem Schöpfrüssel aufsitzen. Thoraxsegmente fest verbunden. Prothorax und Metathorax kurz und ringförmig, Mesothorax am stärksten entwickelt. Das Abdomen ist häufig gestielt und besteht aus 5—9 Ringen. Die Beine besitzen in der Regel fünfgliedrige Tarsen, welche mit Klauen und meist mit sohlenartigen Haftlappen (Pelotten) enden. Die Vorderflügel sind zu großen, glasartig durchsichtigen Schwingen entwickelt, die Hinterflügel bleiben in rudimentärer Gestalt als gestielte Knöpfchen, Schwinger oder Schwingkölbchen *(Halteres)* erhalten (Fig. 654). Am Innenrande der Vorderflügel markieren sich durch Einschnitte zwei Lappen, ein äußerer *(Alula)* und ein innerer *(Squamula alaris)*, an welchen sich meist das sog. Thoraxschüppchen *(Squamula thoracalis)* anschließt, das die Halteren überdeckt. Letztere bestehen aus einem dünnen Stiel und einem kugeligen Körper; sie enthalten in ihrem Basalstück Chordotonalorgane sowie ein zweites Sinnesorgan (Papillensinnesorgan). Die Halteren fungieren als Gleichgewichtsorgane. Einigen *Pupiparen* und *Chionea* fehlen die Vorderflügel.

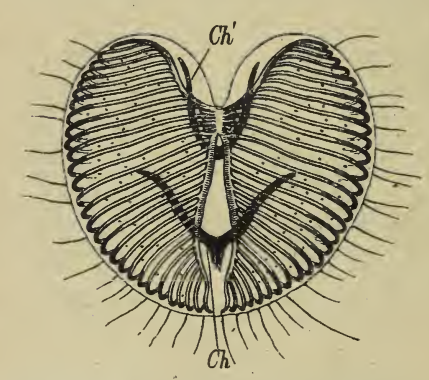


Fig. 653. Die Labellen einer Fliege von vorne gesehen.
Ch Ch' Chitinstützen.

Am Nervensystem erscheinen bei Fliegen mit sehr gedrungenem Körperbau die Ganglien des Abdomens und der Brust zu einem einzigen Ganglienknoten verschmolzen. Für den Darmkanal ist das Auftreten eines gestielten Saugmagens am Oesophagus sowie die Vier- oder Fünfzahl der Malpighischen Gefäße hervorzuheben. Die beiden Tracheenstämme erweitern sich zu zwei großen blasigen Säcken an der Basis des Hinterleibes. Die weiblichen Genitalorgane tragen drei Samenbehälter an der Scheide (Fig. 620), entbehren einer Bursa copulatrix und enden oft mit einer einziehbaren Legeröhre.

Die beiden Geschlechter sind selten auffallend verschieden. Die Männchen besitzen in der Regel größere Augen, die zuweilen median zusammenstoßen, häufig ein abweichend gestaltetes Abdomen, ausnahmsweise *(Bibio)* verschiedene Färbung. Auch die Mundteile können Abweichungen bieten,

wie z. B. die Männchen stets der Mandibeln entbehren. Die Männchen der *Culiciden* besitzen behaarte vielgliedrige Fühler, während die Fühler der Weibchen fadenförmig sind und aus einer geringeren Gliederzahl bestehen.

Die Dipteren sind eierlegend. Manche Fliegen *(Sarcophaga)* werden als Larven, die *Pupiparen* kurz vor der Verpuppung geboren. Die Verwandlung ist eine vollkommene; die fußlosen oder mit Kriechschwielen ausgestatteten Larven besitzen entweder einen deutlich gesonderten, mit Fühlern und Ocellen versehenen Kopf (die meisten *Nematoceren*), oder der Kopf ist kurz, eingezogen, ohne Fühler und Augen, mit ganz rudimentären Mundwerkzeugen, zuweilen mit zwei zur Befestigung dienenden Mundhaken (Fig. 614). Im ersteren Falle haben die Larven kauende Mundteile und nähren sich vom Raube oder von Pflanzen, im letzteren saugen sie als Maden Flüssigkeiten oder breiige Substanzen ein. Die zuweilen im Wasser oder parasitisch lebenden Larven verwandeln sich entweder in der erhärtenden Larvencuticula zur Puppe (P. coarctata), oder bilden sich unter Abstreifung der Larvencuticula in bewegliche, oft frei im Wasser schwimmende Puppen (P. obtecta) um, welche Tracheenkiemen besitzen können.

Viele Dipteren produzieren beim Fliegen summende Töne, und zwar durch Vibrationen der Flügel.

In der systematischen Übersicht ist hier F. Brauer gefolgt.

1. Unterordnung. *Orthorhapha.* Kopf ohne Bogennaht und ohne sog. Lunula über den Fühlern. Fühler drei- bis vielgliedrig. Die Puppe ist entweder eine Mumienpuppe (P. obtecta) oder bleibt eingeschlossen in der Larvenhaut und sprengt letztere beim Auskriechen dorsal in T-förmiger Naht, zuweilen durch einen Querriß zwischen 8. und 9. Hinterleibsring.

1. Sektion. *Nematocera.* Fühler meist vielgliedrig und homonom gegliedert. Flügel groß, nackt oder behaart, Thoraxschüppchen fehlt, Halteren frei. Die Puppe eine freie Mumienpuppe.

1. Tribus. *Eucephala.* Flügel meist mehräderig. Beide Quernähte des Rückenschildes rudimentär. Larven mit wohlentwickelter Kopfkapsel.

Fam. *Mycetophilidae,* Pilzmücken. Hüften sehr verlängert. Fühler zart, borsten- oder spindelförmig. Die Larven leben in Pilzen. *Sciara thomae* L., *Sc. militaris* Now. Die Larven unternehmen oft in ungeheurer Zahl, zu einem schlangenförmigen, als „Heerwurm" bekannten Zuge vereinigt, Wanderungen. *Mycetophila lunata* Fabr. *Sciophila maculata* Fabr. Schattenmücke. Europa.

Fam. *Bibionidae.* Körper fliegenähnlich, plump. Hüften kurz. Flügel meist breit. *Bibio marci* L., *B. hortulanus* L. Männchen schwarz, Weibchen ziegelrot mit schwarzem Kopf. Europa.

Fam. *Chironomidae.* Körper schlank, Beine sehr dünn. Flügel schmal. Larven im Wasser, in der Erde oder in Dünger. Die Mücken treten oft massenhaft auf, in einer Säule in der Luft tanzend. *Chironomus plumosus* L., *Ceratopogon communis* Meig. Europa.

Fam. *Culicidae,* Stechmücken. Randadern um den ganzen Flügel herumgehend. Flügel schmal, an den Adern stark behaart oder beschuppt. Larven und Puppen im Wasser. Larve zuweilen mit Atemröhre und Tracheenkiemen am Hinterende. *Culex pipiens* L. Nur die Weibchen stechen. *Anopheles maculipennis* Meig. *Corethra (Sayomyia) plumicornis* Fabr. Larve mit vier Tracheenblasen. Europa.

Fam. *Simuliidae.* Körper gedrungen, Beine stark, Flügel breit, kahl. *Simulium reptans* L. Kriebelmücke. *S. columbacschense* Fabr. Kolumbacser Mücke. Blutsaugend, überfällt in den unteren Donaugegenden scharenweise die Viehherden. Europa.

Fam. *Psychodidae,* Schmetterlingsmücken. Flügel ohne Queradern, stark behaart oder beschuppt, lanzettförmig, in der Ruhe dachförmig. *Psychoda phalaenoides* L. Europa. *Phlebotomus papatasii* Scop. Larve in Kloaken. Italien.

Fam. *Ptychopteridae. Ptychoptera contaminata* L., Faltenmücke. Larven im Schlamme, mit langer Atemröhre am Hinterende. Europa.

2. Tribus. *Oligoneura.* Flügel wenig geädert. Schienen ohne Sporne. Beide Quernähte des Rückenschildes rudimentär. Larve mit einziehbarer Kieferkapsel und rudimentären Mundteilen.

Fam. *Cecidomyidae,* Gallmücken. Von geringer Größe. Larven in Pflanzen, erzeugen Gallen (Cecidien) oder andere Mißbildungen. *Mayetiola destructor* Say, Hessenfliege. Seit 1778 in den Vereinigten Staaten als Weizenverwüster berüchtigt (eingeschleppt [?] im Stroh von hessischen Soldaten). *Contarina tritici* Kirby, im Weizen (Fig. 654). *Mikiola fagi* Htg. Larve in Gallen der Buchenblätter. *Cecidomyia pini* Geer. Die viviparen paedogenetischen Larven (Fig. 161) gehören der Gattung *Heteropeza* Winn. (*Miastor* Mein.) an. Europa.

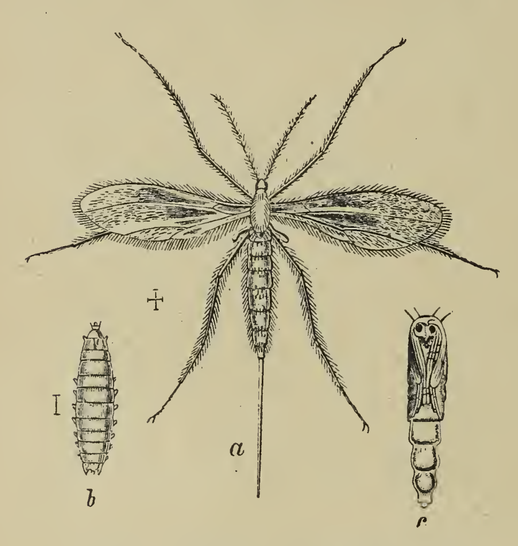


Fig. 654. *Contarina (Cecidomyia) tritici* (nach Wagner).
a Weibchen mit ausgestreckter Legeröhre, *b* Larve, *c* Puppe.

3. Tribus. *Polyneura.* Erste Rückenschildnaht rudimentär. Ocellen meist fehlend. Larve mit einziehbarem rudimentären Kopf und entwickelten beißenden Kiefern.

Fam. *Limnobiidae.* Fühler lang. Letztes Tasterglied kurz. *Trichocera hiemalis* Geer, Winterschnake. *Limnobia tripunctata* Fabr. *Chionea araneoides* Dalm. Ohne Vorderflügel, spinnenartig; läuft im Winter auf dem Schnee umher. Europa.

Fam. *Tipulidae,* Schnaken. Letztes Tasterglied sehr lang, peitschenförmig. Larven in der Erde oder in faulem Holze. *Tipula oleracea* L., Kohlschnake. *Ctenophora atrata* L. Kammücke. Europa.

2. Sektion. *Brachycera.* Fühler meist kurz, dreigliedrig oder die auf das zweite Glied folgenden Glieder anders geformt. Larven mit eingezogenem rudimentären Kopf und rudimentären Kiefern.

1. Tribus. *Platygenya.* Das Chitinskelet der Unterlippe bei der Larve eine flache Platte.

Fam. *Stratiomyidae,* Waffenfliegen. Fühler mit geringeltem dritten Gliede. Alula wenig entwickelt. Larven im Wasser oder in Erde. *Stratiomys chamaeleon* L., *Sargus cuprarius* L. Europa.

Fam. *Tabanidae,* Bremsen. Rüssel kurz wagrecht vorstehend mit sechs oder vier (Männchen) Stileten und zweigliedrigem Taster. Stechen und saugen Blut. Larven carnivor, in der Erde oder im Wasser. *Chrysops caecutiens* L. *Tabanus bovinus* L., Rinderbremse. *Haematopota pluvialis* L., Regenbremse. Europa.

Fam. *Leptidae,* Schnepfenfliegen. Auch die Larven leben vom Raube. *Leptis scolopacea* L. *Psammorycter vermileo* Schrnk. Die Larve gräbt im Sande Trichter und fängt in denselben wie der Ameisenlöwe Insekten. Südeuropa.

Fam. *Asilidae,* Raubfliegen. Augen stark vorgequollen. Drittes Fühlerglied ungeringelt. Beine stark, behaart. Leben vom Raube anderer Insekten. Larven in der Erde oder in Holz. *Asilus germanicus* L., *A. crabroniformis* L., *Laphria gibbosa* Fabr., *L. flava* Fabr. Europa.

Fam. *Bombyliidae,* Hummelfliegen. Körper meist wollig behaart. Thoraxschüppchen fehlt. Larven parasitisch in Hymenopteren- und Lepidopterenlarven und -Puppen. *Bombylius major* L., *Anthrax morio* Fabr. Europa.

Hier schließt sich an die Fam. *Scenopinidae.* Thoraxschüppchen fehlt. *Scenopinus fenestralis* L. Europa.

2. Tribus. *Orthogenya.* Chitinskelet der Unterlippe bei der Larve von zwei vertikal stehenden Leisten gebildet.

Fam. *Empidae,* Tanzfliegen. Kopf klein. Rüssel lang. Thoraxschüppchen fehlt. Leben vom Raube. Die Larven in Moos oder Moder. *Empis tessellata* Fabr. Europa.

Fam. *Dolichopodidae,* Langbeinfliegen. Alula fehlt. Leben vom Raube. *Dolichopus aeneus* Geer. Europa.



Fig. 655.
Eristalis tenax
a Fliege, *b* Larve. 1/1

3. Tribus. *Acroptera.* Flügel auffallend spitz. Larve asselartig.

Fam. *Lonchopteridae.* Thoraxschüppchen und Alula fehlen. *Lonchoptera trilineata* Frfld. Europa.

2. Unterordnung. *Cyclorhapha.* Am Kopfe meist eine Bogennaht (Rest der Stirnblasenspalte). Lunula gewöhnlich vorhanden. Die Puppen stets P. coarctatae. Die Tonnenhaut wird in bogenförmiger Naht gesprengt.

1. Sektion. *Aschiza.* Ohne Stirnblasenspalte.

Fam. *Syrphidae,* Schwebfliegen. Lebhaft gefärbte, meist mit hellen Binden versehene, dickleibige Fliegen, ernähren sich von Pollen und Honig. Larven leben meist in morschem Holze oder auf Blättern von Blattläusen. *Syrphus pyrastri* L., *S. balteatus* Geer, *Volucella bombylans* L., *V. pellucens* L., *Microdon mutabilis* L. Larve wie eine Nacktschnecke (Doris). *Eristalis tenax* L. Larve mit langer Atemröhre am Hinterleibsende, in Kloaken, stehendem Wasser (Fig. 655). Europa.

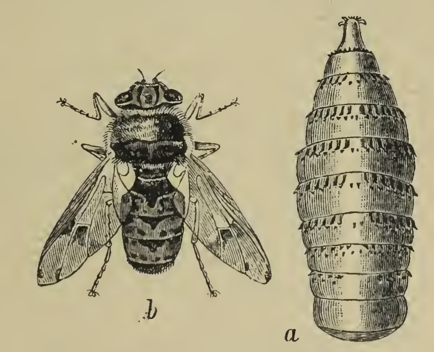


Fig. 656. *Gastrophilus equi* (nach F. Brauer). 2/1
a Larve, *b* Männchen.

Fam. *Phoridae.* Fühler dicht über dem Mund entspringend. Mittelleib buckelig. *Phora incrassata* Meig. Faulbrutfliege. Larve parasitisch im Bienenstocke in den Bienenlarven. *P. rufipes* Meig. Larve an faulen Kartoffeln, Pilzen. Europa.

Fam. *Platypezidae,* Pilzfliegen. Die Larven leben in Pilzen. *Platypeza boletina* Fall. Europa.

2. Sektion. *Schizophora.* Mit Stirnblasenspalte.

1. Tribus. *Eumyidae.* Kopf halbkugelig, senkrecht gestellt. Stirnblasennaht halbkreisförmig. Stirnblase sehr groß.

Fam. *Schizometopa.* Wangen scharf von der vertieften Stirn abgesetzt. *Anthomyia brassicae* Bouché. Larve in Kohlstrünken, *A. pluvialis* L. *Homalomyia canicularis*

L. *Musca domestica* L., Stubenfliege. *Lucilia caesar* L., Goldfliege. *Calliphora vomitoria* L., *C. erythrocephala* Meig., Brechfliegen, Schmeißfliegen, Brummer. *Pyrellia cadaverina* L., Aasfliege. *Stomoxys calcitrans* L., Stechfliege. Europa. *Glossina palpalis* Rob. Desv., *G. morsitans* Westw., Tsetsefliegen. Trop. Afrika. *Ochromyia anthropophaga* Blanch. Larve parasitisch in der Haut von Hund, Katze, Ziege, auch des Menschen. Senegal. *Sarcophaga carnaria* L., Fleischfliege, vivipar. *Eutachina larvarum* L., *Tachina grossa* L., Larven parasitisch in Raupen, ebenso von *Echinomyia fera* L. Hier schließen sich die *Oestrinen*; Biesfliegen, Dasselfliegen an. Rüssel verkümmert. Die Weibchen haben eine Legeröhre und bringen ihre Eier oder (und in diesem Falle fehlt die Legeröhre) die lebendig geborenen Larven an bestimmte Stellen von Säugetieren, z. B. in die Nüstern der Hirsche, an die Brust der Pferde. Die Larven mit gezähnelten Körperringen und häufig mit Mundhaken leben in der Stirnhöhle, unter der Haut, selbst im Magen bestimmter Säugetiere parasitisch. An der Haut erzeugen sie die sog. Dasselbeulen. *Hypoderma bovis* Geer. Larve am Rinde. Weit verbreitet. *H. actaeon* Br. Larve am Edelhirsch. Die Hypodermalarven gelangen durch Auflecken von der Haut in den Oesophagus des Wirtes und wandern von hier in die Haut ein (Cooper-Curtice). *Dermatobia cyaniventris* Macq., Larve auf Wiederkäuern, Katzen (Jaguar) und auf dem Menschen im tropischen Amerika. *Cephalomyia (Oestrus) ovis* L. Larve in der Nase und deren Nebenhöhlen des Schafes. Europa. *Gastrophilus equi* Fabr. (Fig. 656). Das Ei wird an die Brust des Pferdes abgesetzt und von diesem abgeleckt, die ausschlüpfende Larve hängt sich an der Magenwand mittels ihrer Mundhaken auf und wird vor der Verpuppung mit den Exkrementen entleert. Weit verbreitet.



Fig. 657. *Melophagus ovinus* (nach Packard).

Fam. *Holometopa (Acalyptera)*. Wangen von der Stirn nicht abgesetzt. *Conops flavipes* L. Larve in Hymenopteren. *Piophila casei* L., Käsefliege. *Chlorops lineata* Fabr., Weizenhalmfliege. Larve in Weizenhalmen, diese oft verwüstend. *Scatophaga stercoraria* L., Dungfliege. *Trypeta onotrophes* Lw. *Drosophila funebris* Fall. Larve in saurem Stärkekleister. Europa.

2. Tribus. *Pupipara*. Lausfliegen. Kopf plattgedrückt, Augen zuweilen fehlend. Körper gedrungen, das Abdomen breit und oft abgeflacht. Fühler kurz, häufig nur zweigliedrig. Die Beine mit gezähnten Klammerkrallen. Die Flügel können rudimentär sein oder fehlen. Die Entwicklung des Embryos und der Larve geschieht in der Uterus-ähnlichen Scheide. Die aus dem Ei hervorgegangene Made (ohne Schlundgerüst und Mundhaken) schluckt das Sekret ansehnlicher Drüsenanhänge des Uterus (Fig. 622) und wird unmittelbar vor der Verpuppung geboren. Schmarotzen wie die Läuse an der Haut von Warmblütern, selten von Insekten.

Fam. *Hippoboscidae*. Kopf mit meist großen Facettenaugen. Saugrüssel tasterlos. Flügel vorhanden oder fehlend. Beine kurz und stark. *Hippobosca equina* L., Pferdelausfliege. *Lipoptena cervi* L., auf Hirschen. *Ornithomyia avicularia* L., auf Vögeln. *Oxypterum (Anapera) pallidum* Leach, auf Schwalben. *Melophagus ovinus* L., Schafzecke, flügellos (Fig. 657). Europa.

Fam. *Nycteribiidae*. Fledermausfliegen. Kopf klein, in der Ruhe dorsal auf den Thorax zurückgeschlagen. Facettenaugen fehlen, ebenso Flügel. Beine lang, an der Seite der Brust eingelenkt. *Nycteribia latreillei* Leach. Auf Fledermäusen. Europa.

Hier schließt sich *Ascodipteron* Adensamer an. Das ausgebildete Weibchen sackförmig, in der Haut von Fledermäusen eingebohrt. Java, Assab, Nordamerika.

Fam. *Braulidae*, Bienenläuse. Der große querovale Kopf ohne Augen. Flügel und Schwinger fehlen. Fußklauen lang, dichtgezähnt. *Braula coeca* Nitzsch, auf der Honigbiene, namentlich den Drohnen.

13. Ordnung. **Siphonaptera**[1]) **(Aphaniptera), Flöhe.**

Flügellose Insekten ohne Komplexaugen mit seitlich kompressem Körper und deutlich getrennten Thoracalringen, mit saugenden und



Fig. 658. *a Ceratophyllus gallinae (Pulex avium)* ♂, *b* Larve von *Pulex irritans.* (Nach Taschenberg.) $^{20}/_1$
A Antennen, *Mt* Maxillartaster.

stechenden Mundwerkzeugen, Hinterbeine zum Springen ausgebildet, mit vollkommener Metamorphose.

Kopf mit breiter Fläche mit dem Thorax verbunden, ohne Facettenaugen (Fig. 658 *a*). Fühler sehr kurz, in einer Grube hinter den Punktaugen entspringend. Mundwerkzeuge zu einem Saugrohr umgeformt, das aus der rinnenförmigen Oberlippe, den zu gesägten Stechorganen umgebildeten Mandibeln sowie den ihnen anliegenden viergliedrigen Lippentastern gebildet wird. Die Speicheldrüsen münden in die Oberkieferrinne aus. Die Maxillen sind breite schützende Platten zur Seite des Saugrohres mit viergliedrigem Taster. Flügel fehlen, dagegen finden sich zwei

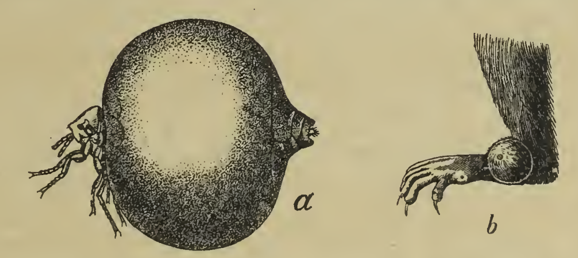


Fig. 659. *a* Trächtiges Weibchen von *Sarcopsylla penetrans*, $^{5}/_1$. *b* Fuß einer Maus aus Peru, mit *Sarcopsylla* behaftet (nach H. Karsten). $^{1}/_1$

[1]) H. Karsten, Beitrag zur Kenntnis des Rhynchoprion penetrans. Bull. Soc. Natural. Moskau 1864. L. Landois, Anatomie des Hundeflohes. Nova Acta 1867. O. Taschenberg, Die Flöhe. Halle 1880. K. Kraepelin, Über die systematische Stellung der Puliciden. Hamburg 1884. R. Heymons, Die systematische Stellung der Puliciden. Zool. Anz. 1899. C. F. Baker, A Revision of American Siphonaptera. Proc. Nation. Mus. Washington 1904. M. Laß, Beiträge zur Kenntnis des histologisch-anatomischen Baues des weiblichen Hundeflohes. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIX. 1905. K. Jordan u. N. C. Rothschild, Revision of the non-combed eyed Siphonaptera. Journ. of Hyg. Suppl. I. 1908.

seitliche plattenförmige Fortsätze an den Pleuren von Meso- und Metathorax. Hinterbeine zum Sprunge dienend. Die beinlose Larve mit gesondertem Kopf und mit beißenden Mundteilen (Fig. 658 *b*). Die Puppe freigliedrig. Die Flöhe sind temporäre Parasiten.

Fam. *Pulicidae. Pulex irritans* L., Floh des Menschen. Rücken des Männchens konkav, zur Aufnahme des größeren Weibchens. Die großen fußlosen Larven leben in Sägespänen und zwischen Dielen, wo auch die länglich-ovalen Eier abgesetzt werden. *Ctenocephalus canis* Curt. Hundefloh. *Ceratophyllus gallinae* Schrank, auf Hühnern, Tauben (Fig. 658 *a*). *Sarcopsylla (Rhynchoprion) penetrans* L., Sandfloh, lebt frei in Südamerika im Sande (Fig. 659). Das befruchtete Weibchen bohrt sich in die Haut des menschlichen Fußes, auch verschiedener Säugetiere ein, sein Abdomen gewinnt kugelige Form und bedeutende Ausdehnung.

14. Ordnung. **Coleoptera,**[1] **Käfer.**

Insekten mit kauenden Mundwerkzeugen und hornigen Vorderflügeln (Flügeldecken), mit frei beweglichem Prothorax und vollkommener Metamorphose.

Die Hauptcharaktere dieser umfangreichen, ziemlich scharf umgrenzten Insektengruppe beruhen auf der Bildung der Flügel, von denen die vorderen als Flügeldecken *(Elytra)* in der Ruhe die häutigen, der Quere und Länge nach zusammengelegten Hinterflügel bedecken und dem Hinterleibe horizontal aufliegen (Fig. 660). Letztere dienen ausschließlich zum Fluge, während die Vorderflügel, zu Schutzwerkzeugen umgebildet, in Form und Größe gewöhnlich dem weichhäutigen Rücken des Hinterleibes angepaßt sind, von dem zuweilen das letzte Segment bei *abgestutzten* oder auch mehrere Segmente *(Staphyliniden)* bei *abgekürzten* Flügeln unbedeckt bleiben. In der Regel schließen in der Ruhe die geradlinigen Innenränder beider Flügeldecken unterhalb des Schildchens dicht aneinander, während sich die Außenränder um die Seiten des Hinterleibes umschlagen. Zuweilen verwachsen die inneren Flügeldeckenränder beim Mangel von Hinterflügeln untereinander. Selten fehlen die Flügeldecken vollständig, oft die Hinterflügel. Der in der Regel in den Prothorax eingesenkte Kopf trägt sehr mannigfach gestaltete, meist elfgliedrige Fühler, welche im männlichen

[1]) E. Blanchard, Du système nerveux des Insectes. Mém. s. l. Coléoptères. Ann. sc. nat. 1846. W. F. Erichson, Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. Coleoptera. Berlin 1848—1894. Th. Lacordaire, Genera des Coléoptères. Paris 1854—1866. L. Redtenbacher, Fauna Austriaca, Die Käfer. 3. Aufl. Wien 1873. Gemminger und Harold, Catalogus Coelopterorum etc. München 1868. C. Jacquelin Du Val, Genera des Coléoptères d'Europe. 4 Bde., Paris 1854—1868. J. G. Schiödte, De Metamorphosi Eleutheratorum. Naturh. Tidskr. 1862—1883. F. Stein, Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847. J. L. Leconte and G. H. Horn, Classification of the Coleoptera of North America. Washington 1883. L. Ganglbauer, Käfer von Mitteleuropa. Wien, 4 Bde., 1892—1904. Systematisch-koleopterologische Studien. Münch. koleopt. Zeitschr. Bd. I, 1903. L. Bordas, Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères. Ann. sc. nat. 1900. Vgl. ferner die Schriften von Burmeister, Dufour, Latreille, Lameere, Wasmann, Kolbe, Verhoeff, Lécaillon, Gahan, Tower, Kühne u. a.

Geschlechte eine ansehnliche Größe und Oberfläche besitzen. Nebenaugen fehlen in der Regel, die Facettenaugen werden nur bei einigen Höhlenbewohnern vermißt. Die Mundteile sind beißend. Die Kiefertaster sind gewöhnlich viergliedrig, die Lippentaster dreigliedrig; bei den Laufkäfern erhalten die äußeren Kieferladen eine tasterartige Form und Gliederung. Die durch Reduktion ihrer Teile vereinfachte Unterlippe verlängert sich selten zu einer geteilten Zunge. Der umfangreiche Prothorax *(Halsschild)* lenkt sich dem schwachen Mesothorax freibeweglich ein; an ihm sowohl wie an den übrigen Brustringen rücken die Pleurae auf die Sternalfläche. Die höchst verschieden gestalteten Beine enden am häufigsten mit fünfgliedrigen, selten viergliedrigen Tarsen; seltener ist der Tarsus ein- bis dreigliedrig. Der Hinterleib schließt sich mit breiter Basis dem Metathorax an und besitzt stets eine größere Zahl von Rückenschienen als Bauchschienen, von denen einzelne miteinander verschmelzen können. Die kleineren Endsegmente liegen meist eingezogen in den vorhergehenden verborgen.

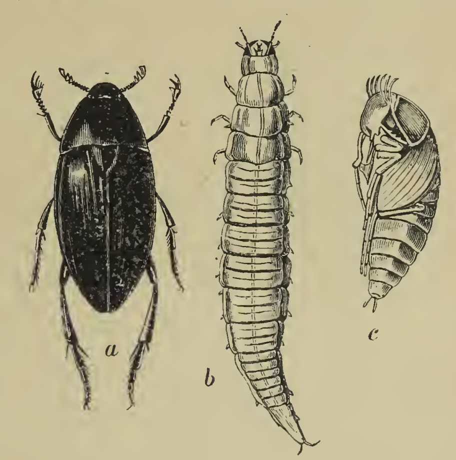


Fig. 660. *Hydrous (Hydrophilus) piceus* (aus règne animal). $^2/_3$
a Käfer, *b* Larve, *c* Puppe.

Am Nervensystem der Käfer folgen auf das untere Schlundganglion zwei oder drei Thoracalganglien, in deren hinteren Abschnitt auch ein oder zwei abdominale Ganglien eingeschmolzen sind. Im Abdomen erhält sich meist eine Reihe von Ganglien (2 bis 7) gesondert (Fig. 615); doch können auch alle zu einer länglichen Masse verschmolzen oder in die Brustganglien eingezogen sein. Der lange gewundene Darmkanal erweitert sich bei den fleischfressenden Käfern zu einem Kaumagen (Fig. 610). Die Zahl der Malpighischen Gefäße beschränkt sich auf vier oder sechs. Beim Weibchen finden sich zahlreiche Eiröhren, am Ausführungsapparat oft eine Begattungstasche. Die Männchen besitzen einfache tubulöse oder aus Follikeln zusammengesetzte Hoden (Fig. 621) sowie einen umfangreichen Penis, welcher während der Ruhe in den Hinterleib eingezogen liegt. Männchen und Weibchen sind leicht an Form und Größe der Fühler sowie an der Bildung der Tarsalglieder und besonderen Verhältnissen der Größe und Körperform zu unterscheiden.

Die Larven besitzen fast durchwegs beißende Mundwerkzeuge, selten Saugzangen, und ernähren sich, in der Regel verborgen und dem Lichte entzogen, unter den verschiedensten Bedingungen, meist in ähnlicher Weise wie die Imagines. Sie sind entweder campodeoid (Fig. 628 *a*) oder madenförmig (Fig. 664) ohne Füße, aber mit deutlich ausgebildetem Kopf, oder

sind engerlingförmig (Fig. 667) und besitzen drei Beinpaare an der Brust. Anstatt der noch fehlenden Facettenaugen treten Ocellen in verschiedener Zahl und Lage auf. Einige Käferlarven nähren sich im Innern der Bienenwohnungen von Eiern und Honig *(Meloë, Sitaris)*. Die Puppen der Käfer, welche entweder aufgehängt und befestigt sind oder auf der Erde oder in Höhlungen liegen, sind Pupae liberae.

In der systematischen Gruppierung ist hier Emery und Ganglbauer gefolgt.

1. Unterodnung. *Adephaga.* Geäder des Hinterflügels durch die queradrige Verbindung der beiden Äste der Mediana am Gelenk charakterisiert (Typus I). Hoden einfach tubulös. Ovarien mit Nährkammer an je einer Eikammer. Vier Malpighische Gefäße. Larven campodeoid oder nur wenig von der Campodeaform abweichend, mit zweigliedrigen Tarsen.

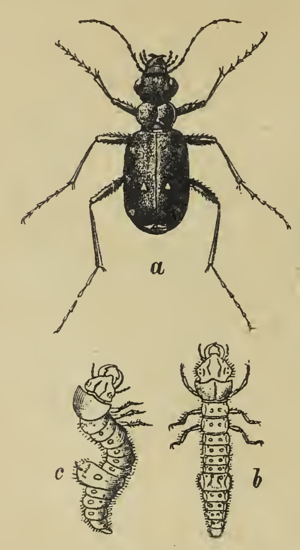


Fig. 661.
a Cicindela campestris, $^2/_1$. *b*, *c* Larven mit den beiden Rückenhaken am fünften Abdominalsegmente, etwas vergr. (aus règne animal).

Fam. *Carabidae,* Laufkäfer. Mit fadenförmigen Antennen (Fig. 599 *b*), kräftigen zangenförmigen Mandibeln und Laufbeinen. Innenladen des Unterkiefers am Rande gebartet, Außenladen tasterförmig. Larven langgestreckt, mit viergliedrigen Fühlern, 4—6 Ocellenpaaren, sichelförmig vorstehenden Mandibeln und ziemlich langen, fünfgliedrigen Beinen. *Cicindela campestris* L. Die Larve gräbt Gänge unter der Erde und trägt am Rücken des achten Leibessegmentes zwei Haken zum Festhalten in dem Gange, an dessen Mündung sie auf Beute lauert (Fig. 661). *Carabus auratus* L., *C. (Procrustes) coriaceus* L. Hinterflügel fehlen. *Calosoma sycophanta* L., Puppenräuber. *Brachynus crepitans* L., Bombardierkäfer. *Harpalus aeneus* F. *Zabrus tenebrioides* Goeze (*gibbus* F.), Getreidelaufkäfer. Europa. *Trechus (Anophthalmus) bilimeki* Sturm. Augenlos, Hinterflügel fehlen. In Höhlen von Krain.

Fam. *Dytiscidae,* Schwimmkäfer. Mundteile und Fühler wie bei Carabiden. Körper breit, Hinterbeine flach, Schwimmbeine. Die Larven besitzen durchbohrte, als Saugzangen dienende Mandibeln, Mund geschlossen. *Dytiscus marginalis* L., *Colymbetes fuscus* L., *Acilius sulcatus* L. Europa.

Fam. *Gyrinidae.* Taumelkäfer. Außenlade des Unterkiefers verkümmert. Augen geteilt. Fühler kurz. Vorderbeine armartig verlängert, die hinteren kurz, flossenartig. Flügeldecken abgestutzt. *Gyrinus natator* L. Europa.

2. Unterordnung. *Polyphaga.* Am Geäder des Hinterflügels sind entweder alle Queradern ausgefallen und die Wurzel des vorderen Astes der Mediana atrophiert (Typus II); oder ist ein Teil des vorderen Mediana- und hinteren Radiusastes als sog. rücklaufende Adern ausgebildet (Typus III). Hoden aus Follikeln zusammengesetzt. Ovarien mit endständiger Nährkammer. 4 oder 6 Malpighische Gefäße. Die Larven mit Beinen und dann

mit eingliedrigen Tarsen oder ohne Beine, campodeoid bis maden- oder engerlingförmig.

1. Sektion. *Staphylinoidea.* Geäder des Hinterflügels vom Typus II. Fühler einfach oder mit Keule, bisweilen unregelmäßig. Tarsen mit variabler Gliederzahl. Larven campodeoid oder von diesem Typus wenig abweichend.

Fam. *Staphylinidae,* Kurzdeckflügler. Mit sehr kurzen, den Hinterleib gar nicht oder nur an der Basis bedeckenden Elytren. Körper langgestreckt. *Zyras (Myrmedonia) humeralis* Grav. Lebt unter Ameisen. *Staphylinus caesareus* Cederhj. *Omalium rivulare* Payk. *Lomechusa strumosa* Fabr. In Haufen von Formica sanguinea. Europa.

Fam. *Pselaphidae.* Fühler gekeult. Flügeldecken verkürzt, abgestutzt, den Hinterleib zum Teil freilassend. Sehr kleine träge Käfer. *Pselaphus heisei* Herbst. *Claviger testaceus* Preyssl. Lebt unter Steinen zusammen mit Ameisen. Europa.

Fam. *Silphidae,* Aaskäfer. Käfer von sehr verschiedener Form, mit meist elfgliedrigen keulenförmigen (Fig. 599 *g*) Fühlern. Flügeldecken den Hinterleib ganz bedeckend, selten abgestutzt. Käfer und Larven leben von faulenden Stoffen und legen an denselben ihre Eier ab, einige fallen lebende Insekten an. Angegriffen, verteidigen sich viele durch ein stinkendes Analsekret. *Necrophorus vespillo* L., *N. germanicus* L., Totengräber, *Silpha obscura* L., *Oeceoptoma (Silpha) thoracicum* L., *Phosphuga (Silpha) atrata* L. Europa. *Leptoderus hohenwarti* Schmidt. Flügellos und blind. Beine lang. In Höhlen des Karstes. Krain. Hier schließt sich an *Platypsyllus castoris* Rtsm. Körper flach. Augen und Hinterflügel fehlen. Parasitisch auf dem Biber.

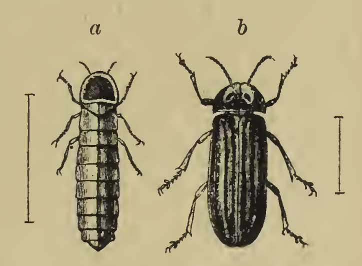


Fig. 662. *Lampyris noctiluca* (aus règne animal). *a* Männchen, *b* Weibchen.

Fam. *Histeridae,* Stutzkäfer. Fühler kurz, gekniet, zurückziehbar. Flügeldecken abgestutzt, die Hinterleibspitze freilassend. Beine kurz, flach. Leben hauptsächlich in Mist. *Hister quadrimaculatus* L. Europa.

2. Sektion. *Diversicornia.* Geäder des Hinterflügels nach Typus III oder dem Typus II sich nähernd. Fühler sehr verschieden gebildet. Tarsen fünfgliedrig bis eingliedrig. Larven campodeoid, bisweilen ohne Beine, selten engerlingartig.

Fam. *Cantharidae (Malacodermata),* Weichflügler. Mit weicher lederartiger Körperbedeckung. Larven leben von Tieren. *Lampyris noctiluca* L. Johanniswurm, Leuchtkäfer. Weibchen ungeflügelt (Fig. 662). *Phausis splendidula* L. Weibchen mit zwei kleinen Schuppen statt der Flügeldecken. Beide mit Leuchtorganen im Abdomen (Fig. 140). *Luciola italica* L. Weibchen ungeflügelt. Italien. *Cantharis (Telephorus) fusca* L. *Malachius aeneus* L. Stülpt beim Anfassen rote Wülste an den Seiten des Körpers hervor. Europa.

Fam. *Cleridae.* Körper schlank, eingeschnürt. Tarsen mit Haftlappen. Käfer bunt gefärbt. Die rot gefärbten Larven leben meist unter Baumrinde von anderen Insekten. *Thanasimus (Clerus) formicarius* L., *Trichodes apiarius* L., Bienenwolf. Die Larve schmarotzt in Bienenstöcken. *Clerus* Fabr. Europa.

Fam. *Elateridae,* Schnellkäfer, Schmiede. Der langgestreckte Leib zeichnet sich durch die sehr freie Gelenkverbindung zwischen Pro- und Mesothorax sowie durch den Besitz eines Stachels am Prothorax aus, welcher in eine Grube der Mittelbrust paßt. Beide Einrichtungen befähigen den auf dem Rücken liegenden Käfer zum Emporschnellen. Die Larven leben unter Baumrinde carnivor, teilweise aber auch in den Wurzeln des Getreides und der Rübe und können sehr schädlich werden. *Lacon murinus* L., *Elater sanguineus* L. *Pyrophorus noctilucus* L. Cucujo, mit blasenartiger gelber Auftreibung rechts und links am Prothorax, welche leuchtet. Ein weiteres ver-

trales Leuchtorgan an der ersten Abdominalschiene. Kuba. *Corymbites pectinicornis* L., *Agriotes lineatus* L. Europa.

Fam. *Buprestidae,* Prachtkäfer. Körper langgestreckt, nach hinten zugespitzt, oft lebhaft gefärbt und metallisch glänzend. Kopf und Mundteile klein, Beine kurz. Kopf bis zu den Augen in den Thorax eingesenkt. Die langgestreckten wurmförmigen Larven entbehren der Ocellen und in der Regel auch der Beine und besitzen eine sehr verbreiterte Vorderbrust. Sie leben im Holze und bohren flache, ellipsoidische Gänge. *Chrysochroa fulminans* F. Java. *Euchroma gigantea* L. Brasilien. *Chalcophora mariana* Lap., Kiefernprachtkäfer. *Buprestris rustica* L., *Agrilus biguttatus* F., *Trachys minuta* L. Europa.

Fam. *Lymexylonidae.* Kopf frei, Hinterbrust sehr lang. Die Larven bohren im Holze. *Lymexylon navale* L. Europa.

Fam. *Anobiidae.* Kopf vom Prothorax bedeckt. Die Larven ernähren sich phytophag namentlich in Holz. *Anobium pertinax* L., Totenuhr, erzeugt im Holz ein tickendes Geräusch. *Sitodrepa panicea* L., Brotkäfer, häufig in hartem Brot. Hier schließen sich an *Ptinus fur* L. In Pflanzensammlungen. Kosmopolit. *Gibbium psylloides* Czem. Flügeldecken verwachsen; ferner *Cis boleti* F. In Baumpilzen. Europa.

Fam. *Dermestidae,* Speckkäfer. Kleine Käfer von zylindrischem oder ovalem Körper; Kopf gesenkt, mit einem einzelnen Stirnauge (fehlt bei *Dermestes*). Beine kurz, einziehbar. Die Larven mit langer Haarbekleidung. Leben von toten tierischen Stoffen. *Dermestes lardarius* L., Speckkäfer. *Attagenus pellio* L., Pelzkäfer. *Anthrenus museorum* L., Kabinettkäfer. Europa.

Fam. *Byrrhidae,* Pillenkäfer. Kopf unter dem Thorax versteckt. Körper hochgewölbt, eiförmig. Beine einziehbar. Leben auf Moos. *Byrrhus pilula* L. Unter Steinen. Europa.

Fam. *Hydrophilidae (Palpicornia).* Wasserkäfer, die unbeholfen schwimmen, mit kurzen keulenförmigen Fühlern und langen, die Fühler oft überragenden Maxillartastern. Nähren sich von Pflanzen. Die Eier werden in einen birnförmigen, an schwimmenden Pflanzenteilen befestigten Kokon abgelegt. Die im Wasser lebende Larve langgestreckt, am Hinterende des Körpers mit zwei griffelförmigen Anhängen, mit zum Beißen eingerichteten Mandibeln, ernährt sich von Wassertieren. *Hydrous (Hydrophilus) piceus* L. (Fig. 660). *Hydrophilus (Hydrous) caraboides* L. *Hydrobius fuscipes* L. Europa.

Fam. *Nitidulidae,* Glanzkäfer. Von geringer Körpergröße, Fühler elfgliedrig, mit meist dreigliedriger Keule. Beine kurz. *Nitidula bipunctata* L. *Meligethes aeneus* F., Rapsglanzkäfer. Europa.

Fam. *Endomychidae,* Pilzkäfer. Kopf schnauzenartig verlängert. Fühler auf der Stirn entspringend, gekeult. Thorax an der Basis mit drei Furchen. *Lycoperdina succincta* L., in Bovisten. *Endomychus coccineus* L. Europa.

Fam. *Coccinellidae,* Marienkäfer. Körper halbkugelig. Kopf kurz, Fühler nach unten einschlagbar. Thorax ohne Furchen. Larven länglich eiförmig, hinten zugespitzt, oft lebhaft gefärbt und mit Warzen besetzt. Die Käfer geben bei Berührung einen gelben, scharf riechenden Saft von sich. *Adalia decempunctata* L. *Coccinella septempunctata* L. *Chilocorus bipustulatus* L. Leben von Blatt- und Schildläusen. Europa.

3. Sektion. *Heteromera.* Geäder des Hinterflügels vom Typus III. Fühler meist einfach. Tarsen heteromer, d. h. mit fünf Gliedern an Vorder- und Mittelbeinen und vier Gliedern an den Hinterbeinen. Larven meist mit kurzen Beinen, bei den *Meloiden* im ersten Stadium campodeoid.

Fam. *Oedemeridae.* Von langgestrecktem, schmalem Körper. Fühler lang, dünn, ebenso die Beine. Die Käfer auf Blüten, die Larven leben im Holze. *Oedemera virescens* L. Europa. Hier schließt sich an *Pyrochroa coccinea* L., Feuerkäfer.

Fam. *Meloidae.* Flügeldecken biegsam, oft den Körper nicht ganz bedeckend. Käfer meist lebhaft gefärbt. Werden wegen der blasenziehenden Eigenschaft ihrer

Säfte zur Bereitung von Vesicantien benutzt. Die Larven leben teils parasitisch an Insekten, teils frei unter Baumrinden und durchlaufen teilweise eine komplizierte, von Fabre als Hypermetamorphose bezeichnete Verwandlung (Fig. 628). *Sitaris muralis* Forst. (*humeralis* F.), Südeuropa (Fig. 663 *b*). *Lytta (Cantharis) vesicatoria* L., spanische Fliege. *Mylabris floralis* Pall. *Meloë proscarabaeus* L. (Fig. 663 *a*). *M. violaceus* Marsh, Ölkäfer. Die Käfer leben im Grase und lassen bei der Berührung eine scharfe Flüssigkeit zwischen den Gelenken der Beine austreten. Die ausgeschlüpften Larven kriechen an Pflanzenstengeln empor, dringen in die Blüten von Asclepiadeen, Primulaceen etc. ein und klammern sich an den Leib von Bienen fest (*Pediculus melittae* Kirby), um auf diesem in das Bienennest getragen zu werden, in welchem sie sich vorwiegend von Honig ernähren. Europa.

Fam. *Rhipiphoridae.* Kopf senkrecht. Flügeldecken oft klaffend oder verkürzt. Käfer auf Blüten. *Rhipidius pectinicornis* Thunb. (*blattarum* Sund.). Larve im Hinterleibe von Blatta. *Rhipiphorus subdipterus* Bosc., Südeuropa. *Macrosiagon tricuspidata* Lepech. (*Rhipiphorus bimaculatus* F.) *Metoecus paradoxus* L. Larve lebt in Wespennestern. Europa.

Fam. *Mordellidae.* Körper keilförmig oder scharf zugespitzt. Augen groß. Kopf in den Thorax eingesenkt. Leben auf Blüten und morschem Holze. *Mordella fasciata* Fabr. Europa.

Fig. 663.
a Meloë proscarabaeus, *b Sitaris muralis* (aus règne animal). 1/1

Fam. *Tenebrionidae.* Meist düster oder schwarz gefärbte Käfer, häufig mit verkümmerten Hinterflügeln und dann mit verwachsenen Elytren. Die meisten Formen zeichnen sich durch einen widerlichen Geruch aus, viele sondern an der Haut ein pulveriges Sekret aus. Leben vorzugsweise an dunklen feuchten Orten, einige auf Blüten, Bäumen. *Blaps mortisaga* L., *Opatrum sabulosum* L. *Pimelia bipunctata* F. West. Südeuropa. *Tenebrio molitor* L. Mehlkäfer. Larve als Mehlwurm be- Honig ernähren. Europa.

4. Sektion. *Phytophaga.* Geäder des Hinterflügels vom Typus III. Fühler meist einfach. Tarsen cryptopentamer, d. h. fünfgliedrig mit kleinem, mit dem Endgliede verwachsenem vierten Gliede und mit breiter Sohle, selten pentamer. Sechs Malpighische Gefäße. Larven mit kurzen Beinen oder ohne Beine.



Fig. 664. Larve von *Cerambyx cerdo* (nach Ratzeburg). 2/3

Fig. 665. *Leptinotarsa decemlineata* (nach Gerstaecker). *a* Käfer, *b* Puppe, *c* Larve.

Fam. *Cerambycidae (Longicornia),* Bockkäfer. Kopf vorgestreckt, Fühler sehr lang. Augen ausgerandet, selten geteilt. Körper gestreckt. Tarsen mit Sohle. Die meisten erzeugen durch Reiben des Prothorax an einem mit Querrillen besetzten dorsalen Fortsatz des Mesothorax ein zirpendes Geräusch. Die langgestreckten madenförmigen Larven besitzen kräftige Mandibeln, kleine Fühler und entbehren häufig der Ocellen und Beine; sie besitzen meist eine rauhe Platte an den Leibesringen (Fig. 664). Sie leben meist im Holz, bohren Gänge in demselben und richten zuweilen starken Schaden an. *Prionus coriarius* L. *Cerambyx cerdo* L. Großer Eichenbock. *Rosalia alpina* L. *Aromia moschata* L., Moschusbock. *Pyrrhidium (Callidium)*

sanguineum L. *Hylotrupes bajulus* L., Hausbock. *Clytus arietis* L. *Leptura maculata* Poda. *Necydalis major* L., Flügeldecken kurz, den Metathorax nicht überragend. *Acanthocinus aedilis* F., *Lamia textor* L.. *Dorcadion fulvum* Scop. *Saperda carcharias* L., Pappelbock. Europa.

Fam. *Chrysomelidae,* Blattkäfer. Körper meist kurz und gedrungen. Kopf mehr oder weniger vom Thorax eingeschlossen. Fühler von mittlerer Länge. Die meist lebhaft gefärbten Käfer leben von Blättern. Ihre Larven sind von walziger, gedrungener Körperform, sehr allgemein mit Warzen und dornigen Erhebungen besetzt und besitzen stets wohlentwickelte Beine. Sie ernähren sich ebenfalls von Blättern, in deren Parenchym einige *(Hispa, Haltica)* minieren, und haben zum Teil die Eigentümlichkeit, ihre Exkremente über sich aufzuhäufen *(Cassida, Crioceris)* oder zur Verfertigung von Hüllen und Gehäusen zu benützen, die sie mit sich umhertragen *(Clythra).* Vor der Verpuppung befestigen sie sich meist mit ihrem Hinterende an Blättern. *Donacia marginata* Hope (*limbata* Panz.), *Crioceris asparagi* L., *Clythra quadripunctata* L., *Cryptocephalus sericeus* L. *Chrysomela cerealis* L., *Ch. menthastri* Suffr., *Melasoma (Lina) populi* L. *Leptinotarsa (Doryphora) decemlineata* Say, Kartoffelkäfer, Coloradokäfer. Nordamerika (Fig. 665). *Timarcha tenebricosa* F. *Agelastica alni* L. *Haltica oleracea* L. Erdfloh. *Hispa testacea* L. *Cassida viridis* L. (*equestris* F.), Schildkäfer. Europa.

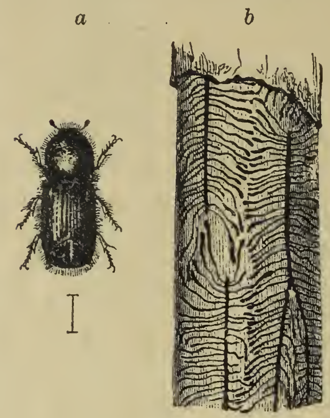


Fig. 666.
a Ips (Bostrychus) typographus, *b* Stammabschnitt einer Fichte mit Bohrgängen von *Ips typographus* (nach Altum).

Hier schließt sich an die Fam. *Bruchidae. Bruchus (Laria) pisorum* L. Erbsenkäfer. Europa.

5. Sektion. *Rhynchophora.* Geäder des Hinterflügels vom Typus II oder dem Typus III sich nähernd. Kopf meist rüsselförmig verlängert. Fühler gerade oder gekniet. Sechs Malpighische Gefäße. Die Larven mit kurzen Beinen oder madenförmig.

Fam. *Anthribidae.* Körper länglich. Fühler lang. Rüssel kurz. *Anthribus fasciatus* Forst. *Platystomus albinus* L. Europa.

Fam. *Curculionidae,* Rüsselkäfer. Mit kürzerem oder längerem Rüssel. Fühler kurz. Vielen fehlen die Hinterflügel. Larven in der Regel ohne Ocellen. Käfer und Larven nähren sich phytophag. *Bytiscus betulae* L. (*Rhynchites betuleti* F.) Rebenstecher. *Apion frumentarium* Payk. *Otiorhynchus niger* F. Fichtenrüsselkäfer. *Entimus imperialis* L. Brillantkäfer, Brasilien. *Hylobius (Curculio) abietis* L., *Pissodes notatus* F. Kiefernrüsselkäfer. *Balaninus nucum* L. Haselnußbohrer. *Anthonomus pomorum* L. Apfelblütenstecher. *Calandra granaria* L. Schwarzer Kornwurm. Europa. *C. oryzae* L. Reiskäfer, indischer Kornwurm. In den tropischen Ländern weit verbreitet. *Rhynchophorus palmarum* L. Palmbohrer. Brasilien.



Fig. 667.
Larve von *Melolontha vulgaris* $^1/_1$ (nach Ratzeburg).

Fam. *Ipidae (Bostrychidae),* Borkenkäfer. Körper klein, walzig. Kopf dick, vorn abgestutzt. Rüssel rudimentär. Beine kurz. Die Larven gedrungen walzig, ohne Beine, mit stellvertretenden behaarten Wülsten, bohren Gänge im Holz, von dem sie sich ernähren. Sie leben stets gesellig und gehören zu den gefürchtetsten Verwüstern der Nadelholzwaldungen. Sehr eigentümlich ist der für die einzelnen Arten charakteristische und die Lebensweise bezeichnende Fraß in der Rinde. Beide Geschlechter begegnen sich in den oberflächlichen Gängen, welche das Weibchen nach der Begattung fortführt und verlängert, um in ausgenagten Grübchen die Eier abzulegen. Die aus-

schlüpfenden Larven fressen sich dann seitliche Gänge aus, die mit der wachsenden Größe der Larve und der weiteren Entfernung vom Hauptgang breiter werden und der Innenseite der Rinde die charakteristische Skulptur verleihen. *Hylurgus ligniperda* F. *Myelophilus piniperda* L., an Kiefern. *Hylastes palliatus* Gyll. Bastkäfer. An Nadelholz. *Ips (Bostrychus) typographus* L. (Fig. 666), an Fichten. *Eccoptogaster scolytus* F. (*Scolytus destructor* Ol.), an Laubbäumen.

6. Sektion. *Lamellicornia,* Blatthornkäfer. Geäder der Hinterflügel vom Typus III oder durch Reduktion dem Typus II sich nähernd. Fühler gekniet, mit Blätterkeule (Fig. 599 *i*). Körper kräftig. Beine hochdifferenziert, die Vorderbeine zum Graben geeignet. Vordertarsen zuweilen fehlend. Vier Malpighische Gefäße. Larven (Engerlinge) meist ohne Ocellen, mit dickem, gekrümmtem Körper und mit Beinen. Die Larvenzeit währt bei manchen Formen mehrere Jahre. Verpuppung unter der Erde in einem Kokon. Lebensweise phytophag; andere ernähren sich von Kot oder Aas.

Fam. *Scarabaeidae.* Mit den Charakteren der Sektion. *Lucanus cervus* L. Hirschkäfer, Schröter. *Dorcus parallelopipedus* L. *Lethrus apterus* Laxm. *(cephalothes* Pall.), Rebenschneider. *Geotrupes stercorarius* L. Roßkäfer. *Aphodius fossor* L., *Onthophagus taurus* L. *Copris lunaris* L. Mondhornkäfer. Europa. *Scarabaeus (Ateuchus) sacer* L. Heiliger Pillenkäfer. Südeuropa. Nordafrika. *Melolontha vulgaris* F. Maikäfer. Die Larve, als Engerling bekannt (Fig. 667), nährt sich zunächst von modernden Pflanzenstoffen, später (im 2. und 3. Jahre) von Wurzeln, durch deren Zerstörung sie großen Schaden anrichtet. Gegen Ende des vierten Sommers entwickelt sich der Käfer aus der in einer glatten runden Höhle liegenden Puppe, verharrt aber bis zum nächsten Frühjahr in der Erde. In wärmeren Gegenden dauert die Entwicklung nur drei statt vier Jahre. *M. hippocastani* F. *Polyphylla fullo* L. Walker. *Amphimallus (Rhizotrogus) solstitialis* L. Junikäfer. *Trichius fasciatus* L. Pinselkäfer. *Cetonia aurata* L. Rosenkäfer. *Potosia aeruginosa* Drury (*speciosissima* Scop.). Europa. *Goliathus giganteus* Lm. Oberguinea. *Oryctes nasicornis* L. Nashornkäfer. Europa. *Dynastes hercules* L. Herkuleskäfer. Mittel- und Süd-Amerika.

15. Ordnung. **Strepsiptera,**[1] **Fächerflügler.**

Insekten im männlichen Geschlecht mit stummelförmigen, an der Spitze aufgerollten Vorderflügeln, großen, der Länge nach faltbaren Hinterflügeln, rudimentären Mundwerkzeugen, im weiblichen Geschlecht ohne Flügel und Beine, Metamorphose vollkommen.

Die Strepsipteren zeigen einen auffallenden Dimorphismus der Geschlechter im Zusammenhange damit, daß die Weibchen einen parasitischen Aufenthalt im Hinterleibe von Hymenopteren oder auch Zikaden besitzen, während die Männchen frei herumfliegen.

---

[1]) W. Kirby, Strepsiptera, a new order of Insects. Transact. Linn. Soc. XI. 1815. v. Siebold, Ueber Strepsiptera. Arch. f. Naturg. IX. 1843. Curtis, British Entomology. London 1849. N. Nassonow, Untersuchungen zur Naturgeschichte der Strepsipteren. Warschau 1893 (russ.). Deutsche Übers. v. A. Sipiagin, herausgeg. v. K. Hofeneder. Ber. naturw. med. Ver. Innsbruck 1910. F. Meinert, Bidrag til Strepsipterernes Naturhistorie. Ent. Meddel. Kopenhagen V. 1896. W. Dwight-Pierce, A Monographic Revision of the twisted winged Insects etc. Bull. Nation. Mus. Washington. 1909. R. W. Hoffmann, Die embryonalen Vorgänge bei den Strepsipteren etc. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1914. Vgl. ferner Brues, Rösch, Strohm u. a.

Das Männchen trägt am Kopf große halbkugelige, eigentümlich gebaute Komplexaugen sowie die Fühler. Die Mundteile sind verkümmert und bestehen aus zwei spitzen, übereinander greifenden Mandibeln und kleinen Maxillen nebst zweigliedrigen Tastern. Vorderbrust und Mittelbrust bleiben sehr kurze Ringe, dagegen verlängert sich der Metathorax zu einer ungewöhnlichen Ausdehnung und überdeckt die Basis des Hinterleibes. Die Männchen besitzen kleine aufgerollte Vorderflügel und sehr große, fächerartig faltbare Hinterflügel (Fig. 668). Die augenlosen Weibchen dagegen zeigen Ähnlichkeit mit einer Made. Kopf und Thorax sind bei ihnen zu einem Abschnitt (Cephalothorax) verschmolzen. Von Mundteilen finden sich nur Mandibeln. Der Mitteldarm ist blindgeschlossen. Die Ovarien verharren auf einem frühen Entwicklungsstadium ähnlich wie bei viviparen Cecidomyidenlarven. Die Eier fallen in die Leibeshöhle, entwickeln sich hier (nach einigen Angaben zum Teil parthenogenetisch) zu Larven, welche durch drei bis fünf unpaare ventrale Gänge (Genitalkanäle) am zweiten bis sechsten Abdominalsegmente nach außen gelangen. Die ausschlüpfenden Larven sind campodeoid, sehr beweglich und vermögen zu springen; sie gelangen, durch die Wirtstiere übertragen, auf deren Larven und bohren sich in diese ein. Hier verwandeln sie sich unter Abstreifung der Haut in eine fußlose Made, welche in der Puppe des Wirtes zur Puppe wird und sich vor der Verpuppung aus dem Hinterleib jener mit dem Kopfe hervorbohrt. Die Männchen verlassen die Puppenhülle und besitzen eine nur kurze Lebensdauer, während die Weibchen in der Puppenhülle verharren. Mit Strepsipteren behaftete Insekten werden als „stylopisiert" bezeichnet.

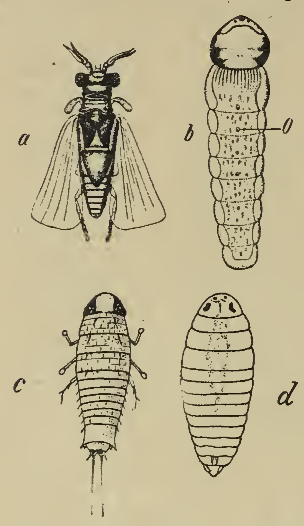


Fig. 668. *Xenos vesparum.* *a* Männchen, *b* Weibchen von der Ventralseite gesehen. 6/1 *O* Ausmündungen der Genitalgänge. *c* freies Larvenstadium, *d* fußloses parasitisches Larvenstadium (nach Nassonow).

Fam. *Stylopidae. Xenos vesparum* Rossi (*rossii* Kirby). Schmarotzt besonders in Polistes gallica (Fig. 668). *Stylops melittae* Kirby. In Andrena parasitisch. Europa.

16. Ordnung. **Hymenoptera,**[1] **Hautflügler.**

Insekten mit beißenden und leckenden Mundwerkzeugen, mit vier häutigen, nur wenig geaderten Flügeln und vollkommener Metamorphose.

---

[1]) Außer Jurine, Dufour, Latreille, Lepeletier de St. Fargeau vgl. P. Huber, Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes. Génève 1810. C. Gravenhorst, Ichneumologia Europaea. Vratislaviae 1829. H. de Saussure, Études sur la famille des Vespides. 3 Vol. Paris 1852—1857. Fabre, Études sur l'instinct et les métamorphoses des Sphégiens. Ann. sc. nat. 1856. G. Mayr, Die europäischen Formiciden. Wien 1861. Die mitteleuropäischen Eichengallen. Wien 1870—1871. Th. v. Siebold, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leip-

Der Körper besitzt einen frei beweglichen Kopf mit großen, im männlichen Geschlechte fast zusammenstoßenden Facettenaugen und drei Ocellen (Fig. 617). Die Fühler lassen gewöhnlich ein großes Basalglied (Schaft) und elf bis zwölf kürzere Glieder (Geißel) unterscheiden (Fig. 599 *f*), oder sind ungebrochen und bestehen dann aus einer größeren Gliederzahl. Mund-



Fig. 669. *Apis mellifica.*
a Königin, *b* Arbeiterin, *c* Drohne. über $^1/_1$

werkzeuge beißend und leckend. Oberlippe und Mandibeln wie bei Käfern und Orthopteren gebildet, die Maxillen und Unterlippe dagegen verlängert, zum Lecken eingerichtet, in der Ruhe häufig knieförmig umgelegt (Fig. 601). Bei den Bienen kann die Zunge durch bedeutende Streckung die Form eines Rüssels annehmen; in diesen Fällen verlängern sich auch die Kieferladen in ähnlicher Ausdehnung und bilden eine Art Scheide in der Umgebung der Zunge. Die Kiefertaster sind meist sechsgliedrig, die Labialtaster dagegen

---

zig 1871. H. Adler, Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. 1881. F. R. Cheshire, Bees and Bee-Keeping. 1. Bd. London 1886. Ed. André, Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. VIII Bde. 1879—1904. O. Schmiedeknecht-H. Friese, Apidae Europaeae 1882—1901. C. de Dalla Torre, Catalogus Hymenopterorum. X. Bde. Lipsiae 1892—1902. L. Bordas, Appareil glandulaire des Hyménoptères. Ann. sc. nat. 1895. Appareil génital mâle des Hyménoptères. Ebenda. A. Mocsáry, Monographia Chrysidarum. Budapest 1889. F. F. Kohl, Die Gattungen der Sphegiden. Ann. Hofmus. Wien. XI. 1896. J. Carrière u. O. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene. Nova Acta. 1897. W. Karawaiew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIV. 1898. E. Zander, Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Ebenda. LXVI. 1899. Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Ebenda. LXVII. 1900. G. Koschevnikow, Materialien zur Naturgeschichte der Honigbiene. Nachr. Ges. d. Freunde d. Naturwiss. etc. Moskau (russ.). 1900 u. 1905. C. Rengel, Ueber den Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der aculeaten Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXV. 1903. H. v. Jhering, Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens. Zool. Jahrb. XIX. 1903. P. Marchal, Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Arch. Zool. expér. 1904—1906. K. Escherich, Die Ameise. Braunschweig 1906. H. v. Buttel-Reepen, Apistica, Beiträge zur Systematik, Biologie etc. der Honigbiene. Mitt. Zool. Mus. Berlin. III. 1906. O. Schmiedeknecht, Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena 1907. K. W. v. Dalla Torre u. J. J. Kieffer, Cynipidae. Tierr. 24. 1910. F. Martin, Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers Ageniaspis (Encyrtus) fuscicollis. Zeitschr. f. wiss. Zool. CX. 1914. Überdies vgl. die Schriften von Janet, Wasmann, Forel, Emery, Kulagin, Adlerz, Demoll, Embleton, Silvestri, Wheeler u. a.

nur viergliedrig, können aber auch auf eine geringere Gliederzahl reduziert sein. Vom kleinen Prothorax verschmilzt das Pronotum (mit Ausnahme der Blatt- und Holzwespen) mit dem Mesonotum, während das rudimentäre Prosternum frei beweglich bleibt. Am Mesothorax finden sich über der Basis der Vorderflügel zwei kleine bewegliche Deckschuppen (Tegulae) und hinter dem Scutellum bildet sich der vordere Teil des Metanotum zu dem Hinterschildchen (Postscutellum) aus. Auch das erste Abdominalsegment wird meist *(Apocrita)* in die Bildung des Thorax mit eingezogen (segment entremédiaire). Beide Flügelpaare sind häutig, durchsichtig und von wenigen Adern durchsetzt, die vorderen beträchtlich größer als die hinteren, von deren Vorderrand kleine übergreifende Häkchen entspringen, welche sich an dem hinteren Rande der Vorderflügel befestigen und die Verbindung beider Flügelpaare herstellen. Zuweilen fehlen die Flügel einem der beiden Geschlechter, bei manchen gesellig lebenden Hymenopteren den Arbeitern. Die Beine besitzen meist fünfgliedrige Tarsen. Selten *(Symphyta)* schließt sich der Hinterleib in seiner ganzen Breite (sitzend) dem Thorax an, in der Regel ist er durch eine stielförmige Verengerung beweglich eingelenkt (gestielt) *(Apocrita)*. Im weiblichen Geschlechte endet der Hinterleib mit einem in der Regel eingezogenen Legestachel (Terebra) oder Giftstachel (Aculeus). Der Stachel (Fig. 670) besteht aus der Stachelrinne, zwei Stechborsten und zwei Stachelscheiden (nebst oblongen Platten) und liegt im Ruhezustand eingezogen. Erstere, mit ihrer Rinne nach unten gewendet, entsteht aus dem inneren Warzenpaar des vorletzten Segmentes, während die an den Rändern der Stachelrinne laufenden Stechborsten dem Zapfenpaare des drittletzten Segmentes entsprechen. Übrigens nehmen auch die Segmente selbst insofern an der Stachelbildung Anteil, als sie kräftige Stützplatten des Stachels (quadratische und oblonge Platte) liefern.

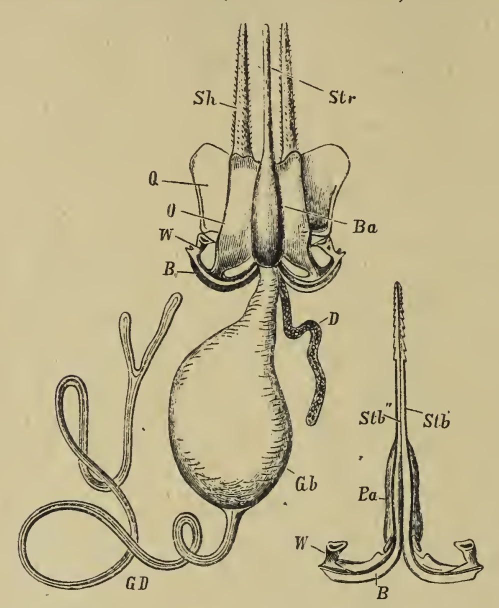


Fig. 670. Stachelapparat der Honigbiene von der Rückenseite (nach Kraepelin).

GD Giftdrüse, *Gb* Giftblase, *D* Schienendrüse, *Str* Schienenrinne mit den Stechborsten, *Ba* bulböse Basis der ersteren, *B* Bogen derselben, *W* Winkel, *Sh* Stachelscheide, *O* oblonge Platte, *Q* quadratische Platte, *Stb'*, *Stb''* die beiden Stechborsten an der ventralen Seite der Schienenrinne.

Das Nervensystem besteht aus einem umfangreichen Gehirn, dem unteren Schlundganglion, zwei Brustknoten (die Ganglien des Meso- und Metathorax sind mit den vorderen Bauchganglien verschmolzen) und fünf

bis sechs Ganglien des Hinterleibes. Der Darm erreicht häufig eine bedeutende Länge. Umfangreiche Speicheldrüsen sind vorhanden (Fig. 609). Meist erweitert sich der Oesophagus zu einem Saugmagen, seltener zu einem kugeligen Kaumagen (Ameisen). Die Zahl der kurzen Malpighischen Gefäße ist eine beträchtliche. Im Zusammenhange mit dem ausdauernden Flugvermögen bilden die Längsstämme der Tracheen blasige Erweiterungen, von denen zwei an der Basis des Hinterleibes durch ihre Größe hervortreten. Die Weibchen besitzen meist sehr zahlreiche (bis zu hundert) vielfächere Eiröhren und ein großes Receptaculum seminis mit Anhangsdrüse; eine gesonderte Begattungstasche fehlt (Fig. 671). Da, wo ein Giftstachel auftritt, sind fadenförmige oder verästelte Giftdrüsen mit gemeinsamer Giftblase und in die Stachelscheide mündendem Ausführungsgange vorhanden (Fig. 670). Im männlichen Geschlechte verbinden sich mit den Samenleitern der beiden zuweilen zu einem unpaaren Organ vereinigten Hoden zwei akzessorische Drüsen, während der gemeinsame Ductus ejaculatorius mit einem umfangreichen ausstülpbaren Penis endet.

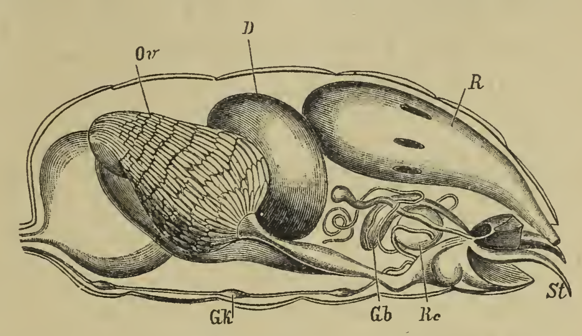


Fig. 671. Die Eingeweide des Hinterleibes der Bienenkönigin (nach R. Leuckart).

D Darm, *Gb* Giftdrüsenblase, *Gk* Ganglienkette, *Ov* Ovarium, *R* Rectum mit den Rectaldrüsen, *Rc* Receptaculum seminis, *St* Stachel.

Die Larven der *Symphyta* (Blatt- und Holzwespen) sind raupenförmig und leben frei, meist von Blättern. Sie besitzen jederseits ein einfaches großes Auge (Fig. 672) und außer den Thorakalbeinen in der Regel sechs bis acht Paare von Abdominalfüßen (Fig. 673 *b*). Die Larven der *Apocrita* sind madenartig (Fig. 676 *d*) und leben entweder parasitisch im Leibe von Insekten (bei *Chalcididen* eine Art Hypermetamorphose mit sehr abweichend gestalteten Larvenformen [Fig. 629] durchlaufend), oder in Pflanzen, oder in Bruträumen von pflanzlicher wie von tierischer Nahrung, die sie entweder aufgespeichert vorfinden oder ihnen während des Heranwachsens zugeführt wird. Meist

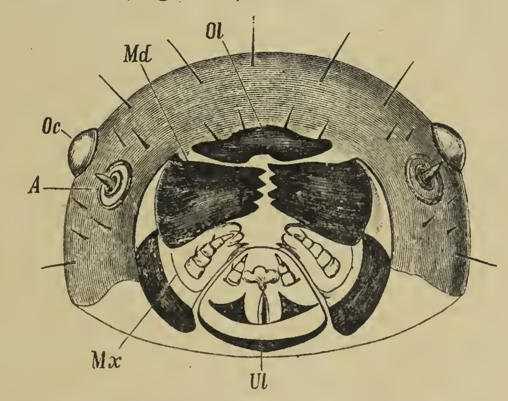


Fig. 672. Kopf der Larve einer Tenthredinide (*Lophyrus*) von vorne gesehen.

A Antenne, *Md* Mandibel, *Mx* Maxille nebst Taster, *Oc* Ocelle, *Ol* Oberlippe, *Ul* Unterlippe nebst Taster.

besitzen sie, wie z. B. die Larven der Bienen und Wespen, einen kleinen einziehbaren Kopf mit kurzen Mandibeln und Freßspitzen (Kiefer und Unterlippe). Das Lumen des Mitteldarmes kommuniziert nicht mit dem des Enddarmes. Die meisten Larven spinnen sich zur Verpuppung eine unregelmäßige Hülle oder einen festeren Kokon aus seidenartigen Fäden. Die der Wespen und Bienen erfahren dann bald eine Häutung, mit der sie jedoch erst in ein Vorstadium der Puppe, die Halbpuppe (Subnymphe), eintreten (Fig. 627).

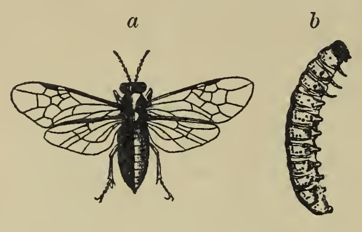
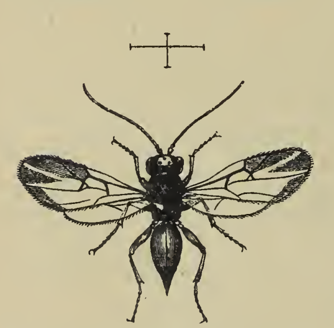


Fig. 673. *a Athalia spinarum* (aus Nördlinger), 1·8/1 *b* Larve von *Athalia*. 1·5/1

Bei einigen im Larvenleben parasitischen Hymenopteren (wie *Ageniaspis fuscicollis, Platygaster minutula)* tritt durch Zerfall des Keimes im Morulastadium regelmäßig Viellingsbildung (Polyembryonie) auf.

1. Unterordnung. *Symphyta*. Thorax nur aus den drei Thorakalsegmenten gebildet; der Hinterleib demselben mit breiter Basis ansitzend. Flügel vollkommen geadert. Trochanter zweiringelig. Larven raupenförmig.

Fam. *Tenthredinidae*, Blattwespen. Hinterleib mit kurzem Legebohrer. Die den Schmetterlingsraupen ähnlichen Larven selten mit drei, meist mit neun bis elf Beinpaaren. Die Weibchen legen die Eier in die Haut von Blättern, der Stich veranlaßt den Zufluß von Pflanzensäften, zuweilen gallenartige Bildungen (Cecidien). Die ausschlüpfenden Larven nähren sich von Blättern, leben in der Jugend oft gemeinsam und verpuppen sich in einem Kokon. Von den Schmetterlingsraupen unterscheiden sich diese sog. Afterraupen durch die größere Zahl (12—16) der Abdominalfüße und die beiden Punktaugen des Kopfes (Fig. 672). *Cimbex femorata* L. (*variabilis* Kl.). Larve auf Weiden. *Hylotoma rosarum* Fabr. *Athalia spinarum* Fabr. Rübenblattwespe. Auf Kohlarten (Fig. 673). *Tenthredo scalaris* Kl. *Eriocampoides limacina* Retz. Auf Obstbäumen. Die gelbliche Larve mit dunkelgrünem Schleim überdeckt, wie eine Nacktschnecke aussehend. *Nematus ventricosus* Kl. Larve auf Stachelbeeren. *Lophyrus pini* L. Kiefernblattwespe. *Lyda hieroglyphica* Christ (*campestris* F.). Larve ohne Bauchfüße. Europa.


Fig. 674. *Rhodites rosae* (aus Brandt und Ratzeburg).

Fam. *Siricidae*, Holzwespen. Abdomen mit gespaltener erster Dorsalplatte und meist langem, frei vorstehendem Legebohrer. Die Weibchen bohren Holz an und legen ihre Eier in dasselbe. Die Larven ohne Bauchfüße bohren sich im Holz weiter und haben eine beträchtliche Lebensdauer. *Cephus pygmaeus* M. Getreidehalmwespe. *Sirex (Urocerus) gigas* L. Riesenholzwespe. Europa.

2. Unterordnung. *Apocrita*. Das erste Abdominalsegment in die Bildung des Thorax eingezogen. Abdomen gestielt. Larven madenförmig.

1. Sektion. *Terebrantia*. Weibchen mit Legebohrer (Terebra), der frei am Hinterleibsende hervorsteht.

Fam. *Cynipidae*, Gallwespen. Thorax buckelförmig erhoben. Hinterleib meist kurz, seitlich komprimiert. Der an der Bauchseite desselben entspringende Legebohrer ist mit der Spitze aufwärts gerichtet. Die Weibchen legen die Eier in Pflanzen-

teile und veranlassen durch den Reiz einer ausfließenden scharfen Flüssigkeit die Entstehung der als *Gallen (Cecidien)* bekannten Auswüchse, in denen entweder eine oder zahlreiche fußlose Larven ihre Nahrung finden. Wegen des Gehaltes an Gerbsäure finden gewisse Gallen eine offizinelle Verwendung, namentlich die kleinasiatischen (Aleppo) Eichengallen. Von manchen Formen sind bis jetzt nur Weibchen bekannt, deren Eier sich parthenogenetisch entwickeln, bei vielen ist Heterogonie nachgewiesen. Einige Cynipiden legen ihre Eier in die Gallen anderer Arten, manche in Insekten. *Andricus quercus-radicis* F. (*trilineatus* Htg.). *Diplolepis (Dryophanta) quercus-folii* L. (*taschenbergi* Schlechtd.). *Cynips gallae-tinctoriae* Ol. Erzeugt die sog. Istrischen Gallen und Aleppogallen. *C. quercus-calicis* Burgsd. Erzeugt die Knoppern. Südeuropa, Kleinasien. *Biorhiza pallida* Ol. (*terminalis* F.). Flügellos. *Rhodites rosae* L. Rosengallwespe, erzeugt den sog. Bedeguar der Rosen (Fig. 674). *Figites scutellaris* Rossi. Larven parasitisch in der Sarcophagamade. Europa.

Fam. *Ichneumonidae,* Schlupfwespen. Fühler lang, gerade. Vorderflügel mit Randmal. Legebohrer stachelartig, häufig weit hervorragend. Die Weibchen legen die Eier in oder an Larven oder Puppen von Insekten. *Ichneumon corruscator* L. *Trogus lutorius* F. Larve in Schwärmerraupen. *Rhyssa persuasoria* L. *Ephialtes (Pimpla) manifestator* L. (Fig. 675). Larve in Käferpuppen. *Ophion luteus* L. Larve in Spinnerraupen. *Paniscus testaceus* Grav. Europa.

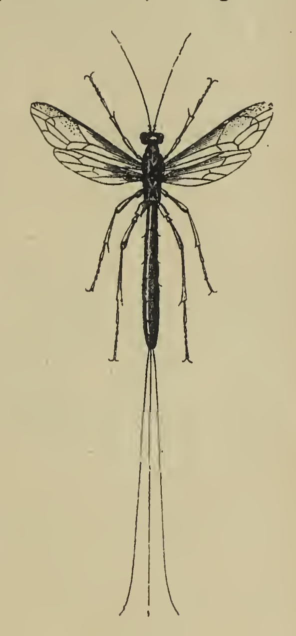


Fig. 675. *Ephialtes (Pimpla) manifestator* (aus règne animal). 2/3

Fam. *Braconidae.* Fühler lang, meist borstenförmig. Vorderflügel mit Randmal. Zweiter und dritter Abdominalring unbeweglich unter einander verbunden. Larven schmarotzen in Insektenlarven und Insekten. *Bracon impostor* Scop. *Microgaster glomeratus* L. Larve in der Raupe des Kohlweißlings. *Aphidius rosarum* Nees. Larve in der Rosenblattlaus. Europa.

Fam. *Chalcididae (Pteromalidae),* Zehrwespen. Fühler kurz, gebrochen. Vorderflügel ohne Randmal. Legebohrer vor der Hinterleibsspitze ventral entspringend. Meist kleine buntgefärbte Formen, deren Larven in Eiern, Larven oder Puppen anderer Insekten schmarotzen. *Chalcis femorata* Nees. *Torymus bedeguaris* L. Larve in Rosenbedeguar. *Ageniaspis (Encyrtus) fuscicollis* Dalm. *Encyrtus scutellaris* Dalm. *Pteromalus puparum* L. Larve in Puppen von Tagschmetterlingen. *Blastophaga psenes* L. Feigengallwespe. *Teleas clavicornis* Latr. *Inostemma piricola* Kieff. *Trichacis remulus* Wlk. *Platygaster minutula* D. T. (*Polygnotus minutus* Lindem.). Europa.

Fam. *Evaniidae.* Vorderflügel mit Randmal. Hinterleib hoch eingelenkt. Larven schmarotzen in Insektenlarven. *Evania appendigaster* L. *Gasterhyption (Foenus) affectator* L. Europa.

Fam. *Chrysididae.* Goldwespen. Körper zylindrisch, meist zum Zusammenkugeln, hartschalig und metallisch gefärbt. Die Weibchen legen ihre Eier in die Nester anderer Hymenopteren, namentlich von Grabwespen, mit denen sie bei dieser Gelegenheit Kämpfe zu bestehen haben. *Chrysis ignita* L. Europa.

2. Sektion. *Aculeata.* Weibchen mit zurückziehbarem Giftstachel.

Fam. *Formicidae,* Ameisen. Fühler gekniet. Flügel hinfällig. Leben gemeinsam in Gesellschaften, welche neben den geflügelten Männchen und Weibchen kleine ungeflügelte Arbeiter mit stärkerem Prothorax in Überzahl enthalten (Fig. 676). Nach der Größe des Kopfes und der Kiefer zerfallen die letzteren zuweilen wieder in zwei

Formenreihen, in Soldaten und eigentliche Arbeiter. Wie die Weibchen sind auch die Arbeiter als verkümmerte Weibchen mit einer Giftdrüse versehen, deren saures Sekret (Ameisensäure) sie entweder mit Hilfe des Giftstachels entleeren oder beim Mangel des letzteren in die von den Mandibeln gemachte Wunde einspritzen. Die Bauten der Ameisen bestehen aus Gängen und Höhlungen, welche in morschen Bäumen, in der Erde oder in hügelartig aufgetragenen Haufen angelegt sind. Wintervorräte werden in diese Räume nicht eingetragen, da die Arbeiterameisen, die mit den Königinnen in der Tiefe ihrer Wohnungen überwintern, in eine Art Winterschlaf verfallen, während die Männchen im Herbste absterben. Im Frühjahre finden sich auch die Larven, welche von den Arbeitern sorgfältig gepflegt, gefüttert und verteidigt werden. Dieselben verwandeln sich in eiförmigen Kokons zu Puppen (sog. Ameiseneiern) und entwickeln sich teils zu Arbeitern, teils zu den geflügelten Geschlechtstieren, die bei uns im Laufe des Sommers erscheinen und sich im Fluge begatten. Nach der Begattung gehen die Männchen zugrunde, die Weibchen aber verlieren die Flügel und werden von den Arbeitern in die Bauten zur Eierablage zurückgetragen oder gründen auch mit einem Teile der Arbeiter neue Gesellschaften. In den Tropengegenden unternehmen die Ameisen in ungeheuren Scharen gemeinsame Wanderungen und können zu einer wahren Plage werden, wenn sie, in die Häuser eindringend, alles Eßbare zerstören. Besonders schädlich sind manche Formen dadurch, daß sie junge Bäume und Pflanzen entlauben (Blattschneideameisen). Nützlich aber erweisen sich einige Formen sowohl durch die Kämpfe mit den Termiten, als durch Zerstörung anderer schädlicher Insekten, wie Blattiden. Viele Arten, insbesondere der Gattung *Eciton*, sind Raubameisen und überfallen andere Ameisenkolonien. Gewisse Arten sollen sich in Kämpfe mit fremden Ameisenstaaten einlassen, deren Brut rauben und zur Dienstleistung in ihren eigenen Bauten erziehen (Amazonenstaaten, *Polyergus rufescens, Formica sanguinea)*. Unbestreitbar ist die relativ hohe Lebensstufe. Die Ameisen halten sich Blattläuse gewissermaßen als zu melkende Kühe, tragen Vorräte in ihre Wohnungen und ziehen in geordneten Kolonnen in den Kampf aus. Im Kontraste zu den Raubzügen der Sklavenstaaten stehen die freundschaftlichen Beziehungen der Ameisen zu anderen Insekten, welche als Myrmecophilen in den Ameisenbauten sich aufhalten (Larven von Cetonia, ferner Zyras [Myrmedonia], Lomechusa, Claviger). *Camponotus ligniperdus* Latr. *C. herculeanus* L. (Fig. 676), Roßameise. *Polyergus rufescens* Latr. *Formica rufa* L., Waldameise. *F. sanguinea* Latr. *Lasius fuliginosus* Latr., Holzameise. *Myrmica rubra* L. Mit Giftstachel. *Aphaenogaster (Atta) subterranea* Latr. Mit Giftstachel. Europa. *Atta cephalotes* Fabr. Südamerika.

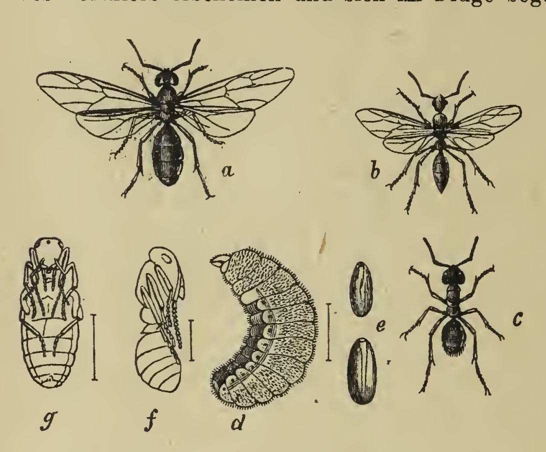


Fig. 676. *Camponotus herculeanus.* $^1/_1$
a Weibchen, b Männchen, c Arbeiterin.
Formica rufa.
d Larve, e Puppe im Kokon, f, g, Puppe aus dem Kokon befreit (aus Brehm).

Fam. *Scoliidae (Heterogyna).* Pronotum bis zur Flügelbasis reichend. Männchen und Weibchen in Form, Größe und Fühlerbau sehr verschieden. Die Weibchen, mit verkürzten Flügeln oder flügellos, legen ihre Eier an anderen Insekten oder in Bienennestern ab, ohne sich um die Ernährung und Pflege der Brut zu kümmern. *Scolia flavifrons* F. (*hortorum* F.). Die Larve lebt an der des Nashornkäfers parasitisch.

Europa. Hier schließt sich an *Mutilla europaea* L. Weibchen ungeflügelt. Larve parasitisch in Hummelnestern.

Fam. *Vespidae,* Faltenwespen. Mit schlankem, glattem Leibe und schmalen, der Länge nach zusammenfaltbaren Vorderflügeln. Pronotum bis zur Flügelbasis reichend. Leben bald in Gesellschaften, bald solitär, im ersteren Falle sind auch die Arbeiter geflügelt. Die Weibchen der solitär lebenden Wespen bauen ihre Brutzellen im Sande, auch an Stengeln von Pflanzen aus Sand und Lehm und füllen sie sehr selten mit Honig, in der Regel mit herbeigetragenen Insekten, namentlich Raupen und Spinnen, wodurch sie sich in ihrer Lebensweise den Grabwespen anschließen. Die gesellschaftlich vereinigten Wespen bauen ihre Nester aus zernagtem Holze, welches sie zu papierartigen Platten verarbeiten und zur Anlage regelmäßig sechseckiger Zellen verkleben. Entweder werden die aus einer einfachen Lage aneinandergefügter Zellen gebildeten Waben frei an Baumzweigen oder in Erdlöchern und hohlen Bäumen aufgehängt oder mit einem gemeinsamen blättrigen Außenbau umgeben, an dessen unterer Fläche das Flugloch liegt. In diesem Falle besteht der Innenbau häufig aus mehreren wagrecht aufgehängten Waben, welche wie Etagen übereinanderliegen und durch Strebepfeiler verbunden sind. Die Öffnungen der sechseckigen, vertikal gestellten Zellen sind nach unten gerichtet. Die Anlage eines jeden Wespenbaues wird im Frühjahre von einem einzigen, im Herbste des Vorjahres befruchteten und überwinterten Weibchen angelegt, welches im Laufe des Frühjahrs und Sommers Arbeiter erzeugt, die ihm bei der Vergrößerung des Baues und bei der Erziehung der Brut zur Seite stehen, und von denen nicht selten auch die größeren, im Laufe des Sommers erzeugten Formen an der Eierlage sich beteiligen und parthenogenetisch (zu männlichen Wespen) sich entwickelnde Eier legen. Die Larven werden mit zerkauten Insekten gefüttert und verwandeln sich in einem zarten Gespinnst innerhalb der zugedeckten Zellen in die Puppen. Die ausgebildeten Tiere nähren sich in der Regel von süßen Substanzen und Honigsäften, die sie auch gelegentlich eintragen sollen *(Polistes).* Erst im Spätsommer treten Weibchen und Männchen auf, welche sich im Fluge hoch in der Luft begatten. Letztere gehen bald zugrunde, wie sich überhaupt der gesamte Wespenstaat im Herbste auflöst; die befruchteten Weibchen dagegen überwintern unter Steinen und Moos, um im nächsten Jahre einzelne neue Staaten zu gründen. Bei tropischen Wespen *(Polybia, Synoeca* u. a.) hingegen überdauern die Nester den Winter; die Kolonien enthalten zahlreiche befruchtete Weibchen und senden Schwärme aus gleich der Honigbiene, Verhältnisse, die als ursprünglichere anzusehen sind (H. v. Jhering). *Vespa crabo* L. Hornisse (Fig. 3 *b*). *V. vulgaris* L., gemeine Wespe. *Polistes gallicus* L. Nester ohne Umhüllungsblätter, aus einer gestielten Wabe bestehend. Europa. *Polybia sedula* Sauss. *Synoeca cyanea* F. Brasilien. *Odynerus (Ancistrocerus) parietum* L. Lebt solitär. Europa.



Fig. 677. *Cerceris arenaria* (aus règne animal). $^{1.5}/_1$

Fam. *Pompilidae.* Pronotum bis zur Flügelbasis reichend. Flügel meist groß und breit. Beine sehr verlängert mit gestachelten Schienen. Stimmen in der Lebensweise mit den Sphegiden überein. *Pompilus viaticus* L. Europa.

Fam. *Sphegidae,* Grabwespen. Pronotum nicht bis zur Flügelbasis reichend. Solitär lebende Hymenopteren mit ungebrochenen Fühlern und verlängerten Beinen, von Honig und Pollen lebend. Die Weibchen graben Gänge und Röhren meist im Sande und in der Erde, jedoch auch in trockenem Holze, und legen am Ende derselben ihre Brutzellen an, welche je mit einem Ei und tierischem Nahrungsmaterial für die ausschlüpfende Larve besetzt werden. Einige *(Bembex)* tragen den in offenen Zellen heranwachsenden Larven täglich frisches Futter zu, andere haben in der ge-

schlossenen Zelle so viele Insekten angehäuft, als die Larve zur Entwicklung braucht. Im letzteren Falle sind die herbeigetragenen Insekten durch einen Stich in das Bauchmark gelähmt. Meist erbeuten die einzelnen Arten ganz bestimmte Insekten (Raupen, Curculioniden, Buprestiden, Acridier etc.), die sie in höchst überraschender Weise bewältigen und lähmen. *Ammophila sabulosa* L. *Sphex maxillosus* F. *Cerceris arenaria* L. (Fig. 677). *Bembex rostrata* L. *Crabro cribrarius* L. Europa.

Fam. *Apidae*, Bienen. Pronotum nicht bis zur Flügelbasis reichend. Schienen und Tarsen der Hinterbeine verbreitert, das erste Tarsalglied an der Innenseite bürstenförmig behaart (Fersenbürste). Vorderflügel nicht zusammenfaltbar. Leib behaart. Die Haare an den Hinterbeinen oder am Bauch als Sammelapparat des Pollens dienend (Schienensammler oder Bauchsammler). Die Unterlippe und Unterkiefer erreichen oft eine sehr bedeutende Länge. Letztere legen sich scheidenförmig um die Zunge und haben rudimentäre Taster. Die Bienen leben sowohl solitär als in Gesellschaften; letztere besitzen sog. Arbeiter. Die Bienen legen ihre Nester in Mauern, unter der Erde und in hohlen Bäumen an und füttern ihre Larven mit Honig und Pollen. Einige bauen keine Nester, sondern legen ihre Eier in die gefüllten Zellen anderer Bienen (Schmarotzerbienen). *Prosopis variegata* F. *Melecta luctuosa* Scop. *Nomada ruficornis* L. Beide letzteren Schmarotzerbienen. *Megachile centuncularis* L. *Chalicodoma muraria* F. Mörtelbiene. *Osmia cornuta* Latr. Mauerbiene. *Anthidium manicatum* L. *Halictus sexcinctus* F. *Andrena cineraria* L. Erdbiene. *Dasypoda plumipes* Panz. *Xylocopa violacea* F. Holzbiene, baut senkrechte Gänge im Holz und teilt sie durch Querwände in Zellen. *Anthophora retusa* L. *Eucera longicornis* L. Europa.

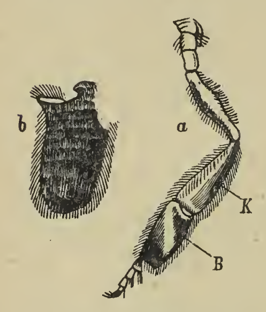


Fig. 678. *a* Hinterbein der Arbeiterin von *Apis mellifica*, *b* Bürstchen, stärker vergrößert. *K* Körbchen an der Tibia, *B* vergrößertes erstes Tarsalglied mit dem Bürstchen auf der Innenseite.

Bombus Latr., Hummel. Körper plump, pelzartig behaart. Die Nester werden meist in Löchern unter der Erde angelegt und umfassen eine nur geringe Zahl, etwa 50—200, selten bis zu 500 Arbeitshummeln neben dem befruchteten Weibchen. Sie bauen keine künstlichen Waben, sondern häufen unregelmäßige Massen von Pollen an, welche mit Eiern besetzt werden und den ausschlüpfenden Maden zur Nahrung dienen. Diese fressen in den Pollenklumpen zellige Höhlungen aus und bilden ausgewachsen eiförmige, frei, aber unregelmäßig nebeneinanderliegende Kokons. Auch das Hummelnest wird von einem einzigen überwinterten Weibchen gegründet, das anfangs die Geschäfte der Brutpflege allein besorgt; später beteiligen sich an denselben die ausgeschlüpften verschieden großen Arbeiter, die selbst auch unbefruchtete Eier ablegen. Wie bei tropischen Wespen überdauern auch die Nester tropischer *Bombus*formen den Winter, enthalten mehrere befruchtete Weibchen und entsenden Schwärme (R. v. Jhering). *B. lapidarius* Fabr., *B. muscorum* Ill., *B. terrestris* L., *B. hortorum* L., *Psithyrus rupestris* F., Schmarotzerhummel. Europa.

Apis L., Honigbiene. Mit eingliedrigen Kiefertastern. Die Arbeiter mit seitlichen getrennten Augen; die Außenfläche der Hinterschienen grubenartig eingedrückt, von einfachen Randborsten umstellt (Körbchen), die Innenfläche des Tarsus mit regelmäßigen Borstenreihen besetzt (Bürstchen) (Fig. 678). Das Weibchen, Königin oder Weisel, mit kürzerer Zunge, längerem Hinterleib, ohne Bürstchen. Das Männchen, Drohne, mit großen zusammenstoßenden Augen, breitem Hinterleib und kurzen Mundteilen, ohne Körbchen und Bürstchen. *A. mellifica*, Honigbiene, mit verschiedenen Varietäten, wie italienische *(m.-ligustica)*, ägyptische *(m.-fasciata)* Biene u. a. Weit verbreitet (Fig. 669). Die Arbeitsbienen bauen in hohlen Bäumen oder in sonst geschützten Räumen, unter dem Einflusse der menschlichen Pflege in zweckmäßig eingerichteten Körben oder in Stöcken, und zwar stets senkrechte Waben. Das zum Wabenbau

verwendete Wachs erzeugen sie als Umsatzprodukt des Honigs und sezernieren es in Form kleiner Täfelchen an den ventralen Schienen der vier letzten Hinterleibsegmente. Die Waben bestehen aus zwei Lagen von horizontalen sechsseitigen Zellen, deren Boden aus drei Rhombenflächen gebildet wird. Die kleineren Zellen dienen zur Aufnahme von Vorräten (Honig und Blütenstaub) und der Arbeiterbrut, die größeren für die Aufnahme von Honig und Drohnenbrut. Außerdem findet sich am Rande der Waben zu bestimmten Zeiten eine geringe Anzahl von großen unregelmäßigen Königinnenzellen (Weiselwiegen), in welchen die Larven der weiblichen Bienen aufgezogen werden. Wenn die Zellen mit Honig gefüllt sind oder die in ihnen befindlichen Larven die Reife zur Verpuppung erlangt haben, werden sie bedeckelt. Eine kleine Öffnung am Grunde des Stockes dient als Flugloch, im übrigen sind alle Spalten und Ritzen mit Stopfwachs (Propolis), der harzigen Substanz von Pflanzenknospen, verklebt, und es dringt kein Lichtstrahl in das Innere des Baues. Die Arbeitsteilung ist in keinem Hymenopterenstaate so strenge durchgeführt wie in dem der Bienen. Normalerweise ist nur eine befruchtete Königin da und besorgt einzig und allein die Ablage der Eier, von denen sie an einem Tage gegen 3000 abzusetzen imstande ist. Die Arbeitsbienen teilen sich in die Geschäfte des Honigerwerbes, der Wachsbereitung, der Fütterung der Brut und des Ausbaues des Stockes. Die Drohnen, überdies nur zur Schwarmzeit in verhältnismäßig geringer Zahl vorhanden (200 bis 300 in einem Stocke von 20.000 bis 30.000 Arbeitern), besorgen keinerlei Arbeit im Stocke. Die aus unbefruchteten Eiern entstandenen Drohnen gehen im Herbst zugrunde (Drohnenschlacht), desgleichen mit Beginn des Winters zahlreiche Arbeiterinnen; die Königin und die übrigen Arbeitsbienen überwintern, von den angehäuften Vorräten zehrend, unter dem Wärmeschutze des dichten Zusammenlebens im Stocke. Noch vor dem Reinigungsausflug in den ersten Tagen des erwachenden Frühlings belegt die Königin zuerst die Arbeiterzellen, später auch Drohnenzellen mit Eiern. Dann werden auch einige Weiselwiegen belegt und in Intervallen jede mit einem befruchteten Ei besetzt. In diesen letzteren werden die Larven durch reichlichere Nahrung und königliche Kost (Futterbrei) zu geschlechtsreifen, begattungsfähigen Weibchen, Königinnen, erzogen. Bevor die älteste der jungen Königinnen ausschlüpft — die von der Absetzung des Eies bis zum Ausschlüpfen 16 Tage braucht, während sich die Arbeiter in 21, die Drohnen in 24 Tagen entwickeln — verläßt die Mutterkönigin mit einem Teile des Bienenvolkes den Stock (Vorschwarm). Die ausgeschlüpfte junge Königin tötet entweder die noch vorhandene Brut von Königinnen und bleibt dann in dem alten Stock, oder verläßt ebenfalls, wenn sie von jenem Geschäfte durch die Arbeiter zurückgehalten wird und die Volksmenge noch groß genug ist, vor dem Ausschlüpfen einer zweiten Königin den alten Stock mit einem Teile der Arbeiter (Nachschwarm oder Jungfernschwarm). Bald nach ihrem Ausschlüpfen hält die junge Königin ihren Hochzeitsflug und kehrt mit dem Begattungszeichen in den Stock zurück. Nur einmal begattet sich die Königin während ihrer ganzen auf vier bis fünf Jahre ausgedehnten Lebensdauer; sie ist von da an imstande, männliche und weibliche Brut zu erzeugen. Eine flügellahme, zur Begattung untaugliche Königin legt nur Drohneneier, ebenso die befruchtete Königin im hohen Alter bei erschöpftem Inhalt des Receptaculum seminis. Auch Arbeiter können zum Legen von Drohneneiern fähig werden (Drohnenmütterchen), die Larven der Arbeiter aber im frühen Alter (unter drei Tagen) durch besondere Ernährung zu Königinnen erzogen werden. Als Parasiten an Bienenstöcken sind hervorzuheben: der Totenkopfschwärmer, die Wachsmotte, die Larve der Faulbrutfliege (Phora incrassata), jene vom Bienenwolf (Trichodes apiarius) und die Bienenlaus (Braula coeca). *A. dorsata* F., indische Riesenbiene. Ostindien.

Hier schließt sich an *Melipona* Ill. Kleine stachellose Bienen. Auch hier ist nur eine Königin vorhanden. Die Nestanlage erfolgt meist in Baumhöhlungen. Die Brutwaben sind gewöhnlich horizontal gelagert und bestehen nur aus einer Zellenlage. Die Brutzellen werden schon vor Ablage des Eies mit Pollen und Honig gefüllt und nach-

her zugedeckelt. Auch verfertigen die Arbeiter außerhalb des Brutwabenraumes zur Aufspeicherung von Honig und Pollen große faßförmige, unregelmäßig angeordnete Behälter. *M. anthidioides* Lep. Mandassaiabiene. Brasilien.

17. Ordnung. **Rhynchota,**[1]) **Schnabelkerfe.**

Insekten mit gegliedertem, aus der Unterlippe hervorgegangenem Schnabel (Rostrum), stechenden Mundwerkzeugen, mit in der Regel freiem Prothorax, ohne oder mit halbvollkommener, selten vollkommener Metamorphose.

Die Mundwerkzeuge, durchwegs zur Aufnahme einer flüssigen Nahrung eingerichtet, stellen gewöhnlich einen Schnabel dar, in welchem die Mandibeln und Maxillen (nach Heymons sind es die Innenladen der Maxillen, während der Maxillenstamm sich an der Bildung der Kopfwand beteiligt) als vier grätenartige Stechborsten vor- und zurückgeschoben werden (Fig. 603). Der Schnabel *(Rostrum)*, aus der Unterlippe hervorgegangen, ist eine drei- bis viergliedrige, nach der Spitze verschmälerte, ziemlich geschlossene Rinne und wird an der breiteren klaffenden Basis von der verlängerten dreieckigen Oberlippe bedeckt. Die Fühler sind ent-

---

[1]) Außer Burmeister, Bonnet, Dufour, Kyber, Reuter, Hansen, Nüßlin, Tullgren vgl. J. H. Kaltenbach, Monographie der Familie der Pflanzenläuse. Aachen 1843. R. Leuckart, Die Fortpflanzung der Rindenläuse. Arch. f. Naturg. 1859. F. X. Fieber, Die europäischen Hemipteren nach der analytischen Methode. Wien 1860. C. Stål, Enumeratio Hemipterorum. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1870—1877. P. Mayer, Zur Anatomie von Pyrrhocoris apterus. Arch. f. Anat. u. Phys. 1874. V. Signoret, Essai sur les Cochenilles ou Gallinsectes (Homoptères — Coccides). Paris 1877. A. Puton, Synopsis des Hémiptères — Hétéroptères de France. Paris 1878—1881. G. B. Buckton, Monograph of the British Aphides. 4 Bde. London 1876—1883. Fr. Löw, Revision der palaearktischen Psylloden. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1882. E. Witlaczil, Die Anatomie der Psylliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLII. 1885. J. H. List, Orthezia cataphracta. Ebenda. XLV. 1887. L. Will, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. 1888. L. Melichar, Cicadinen von Mitteleuropa. Berlin 1896. R. Heymons, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta. 1899. A. Handlirsch, Zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei den Rhynchoten. Ann. Hofmus. Wien. XV. 1900. M. Cornu, Études sur le Phylloxera vastatrix. Mém. Acad. sc. Paris 1878. F. Blochmann, Ueber die Geschlechtsgeneration von Chermes abietis L. Biol. Centralblatt, 1877. L. Dreyfuß, Ueber Phylloxerinen. Wiesbaden 1889. N. Cholodkovsky, Beiträge zu einer Monographie der Coniferenläuse. Horae Soc. entom. Ross. 1895, 1896. C. Ritter u. E. H. Rübsamen, Die Reblaus und ihre Lebensweise. Berlin 1900. R. Newstead, Monograph of the Coccidae of the British Isles. 2 Bde. London 1901 bis 1903. F. E. Bemis, The Aleurodids. Proc. U. S. Nation. Mus. Washington 1894. A. Mordwilko, Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse II. Horae Soc. entom. Ross. XXXIII. 1901 (russ.). Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Centralbl. 1907—1909. C. Börner, Eine monographische Studie über die Chermiden. Arbeit. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch. VI. 1908. B. Grassi, Foà u. a., Contributo alla conoscenza delle Fillosserine etc. Roma 1912. J. Klodnitski, Beiträge zur Kenntnis des Generationswechsels bei einigen Aphididae. Zool. Jahrb. XXXIII. 1912. P. Marchal, Contribution à l'étude de la Biologie des Chermes. Ann. sc. nat. 1913.

weder kurz, dreigliedrig mit borstenförmigem Endgliede oder mehrgliedrig und oft langgestreckt. Die Facettenaugen bleiben klein; häufig finden sich zwei Ocellen. Der Prothorax ist meist groß und frei beweglich. Flügel fehlen zuweilen ganz, zuweilen nur im weiblichen Geschlecht, selten sind zwei, in der Regel vier Flügel vorhanden, dann sind entweder die vorderen halbhornig und an der Spitze häutig *(Hemiptera)*, oder vordere und hintere sind gleichgebildet und häutig *(Homoptera)*, die vorderen zuweilen derber und pergamentartig. Die Beine sind in der Regel Gangbeine, dienen zuweilen aber auch zum Schwimmen, in anderen Fällen die hinteren zum Springen oder die vorderen zum Raube. Der Darmkanal zeichnet sich durch die umfangreichen Speicheldrüsen und durch den komplizierten, oft in drei Abschnitte geteilten Chylusmagen aus. Meist sind vier Malpighische Gefäße vorhanden. Das Bauchmark konzentriert sich oft auf drei, meist sogar auf zwei Ganglien. Mit Ausnahme der Cicaden besitzen die weiblichen Geschlechtsorgane nur vier bis acht Eiröhren, ein einfaches Receptaculum seminis und keine Begattungstasche. Die Hoden sind zwei oder mehrere Schläuche, deren Samenleiter gewöhnlich am unteren Ende blasenförmig anschwellen. Viele (Wanzen) verbreiten einen widerlichen Geruch, welcher von dem Sekrete einer im Metathorax gelegenen, im letzteren Falle zwischen den Hinterbeinen ausmündenden Drüse herrührt. Andere *(Homopteren)* sondern durch Hautdrüsen (Fig. 611) einen Wachsflaum auf der Oberfläche ihres Körpers ab. Alle nähren sich von vegetabilischen oder tierischen Säften, zu denen sie sich vermittels der stechenden Gräten ihres Schnabels Zugang verschaffen, viele werden durch massenhaftes Auftreten jungen Pflanzen verderblich und erzeugen zum Teile gallenartige Auswüchse, andere sind Parasiten an Tieren. Die ausgeschlüpften Jungen besitzen bereits die Körperform und Lebensweise der geschlechtsreifen Tiere, entbehren aber der Flügel, die schon nach einer der ersten Häutungen als kleine Stummel auftreten. Die Singcicaden bedürfen eines Zeitraumes von mehreren Jahren zur Metamorphose. Ihre Larven haben Grabfüße und durchlaufen ein kurzes Ruhestadium (Fig. 680) vor Übergang in die Imago. Die *Aleurodiden* verwandeln sich unter der Larvencuticula, die männlichen Schildläuse innerhalb eines Kokons in eine ruhende Puppe und durchlaufen somit eine vollkommene Metamorphose.

Ein eigentümliches Stimmorgan findet sich am 1. Abdominalsegment der männlichen Singcicaden (Fig. 680 und pag. 610). Ferner besitzt eine Anzahl Wanzen Stridulationsorgane; bei den *Reduviiden* wird das Schrillgeräusch durch Reiben der Schnabelspitze an einer gerillten Längsrinne des Prothorax erzeugt.

1. Unterordnung. *Hemiptera, Wanzen.* Die vorderen Flügel sind halbhornig, halbhäutig (Hemielytra) und liegen dem Körper horizontal auf, die Hinterflügel häutig, faltbar, häufig mit gut entwickeltem Analfächer.

1. Sektion. *Gymnocerata (Geocores)*, Landwanzen. Fühler vorgestreckt, mittellang und vier- oder fünfgliedrig. Schnabel meist lang.

Fam. *Pentatomidae,* Schildwanzen. Kopf bis zu den Augen eingesenkt. Fühler lang, Scutellum sehr groß. *Sehirus (Cydnus) bicolor* L. Erdwanze. *Graphosoma lineatum* L. *Dolycoris baccarum* L. *Pentatoma (Tropicoris) rufipes* L., gemeine Baumwanze. *Palomena prasina* L. *Eurydema (Strachia) oleraceum* L. Kohlwanze. Europa.

Fam. *Coreidae,* Randwanzen. Fühler an der Oberseite des Kopfes eingelenkt. Thorax mit scharfrandigen Seitenflügeln. *Syromastes (Coreus) marginatus* L. Europa. *Anasa tristis* Geer. Nordamerika. Hier schließt sich an *Aradus depressus* Fabr. Europa.

Fam. *Lygaeidae.* Langwanzen. Fühler an der Unterseite des dreieckigen Kopfes eingelenkt. *Pyrrhocoris apterus* L. Feuerwanze. *Lygaeus equestris* L. Europa.

Fam. *Capsidae,* Blindwanzen. Kopf klein, dreieckig. Fühler borstenförmig. Punktaugen fehlen. Körper weichhäutig. *Capsus ruber* L. *Stenodema (Miris) laevigatum* L. Europa.

Fam. *Acanthiidae (Membranacei),* Hautwanzen. Mit flachem Körper, Schnabel in einer Kehlrinne eingelegt. *Cimex (Acanthia) lectularius* L. Bettwanze. Flügellos.



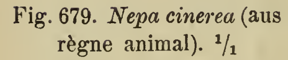


Fig. 679. *Nepa cinerea* (aus règne animal). 1/1

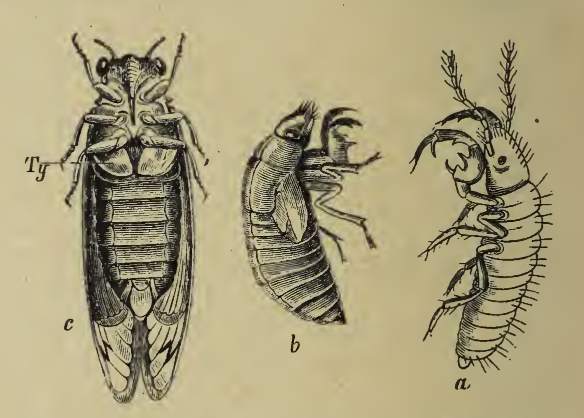


Fig. 680. *Tibicen septemdecim* (nach Packard). 1/1
a Larve, *b* Puppe (Nymphe), *c* Männchen, *Ty* sein Stimmorgan.

Fam. *Reduviidae,* Schreitwanzen. Kopf frei vortretend, an der Basis halsförmig verengt. Schnabel bogenförmig abstehend. Beine stark, die vorderen zuweilen zu Raubbeinen gestaltet. Leben von anderen Insekten. *Reduvius personatus* L. Kotwanze. *Pirates hybridus* Scop. (*stridulus* Fabr.). *Harpactor iracundus* Poda, Mordwanze. Europa.

Fam. *Hydrometridae (Ploteres),* Wasserläufer. Körper linear gestreckt, fein behaart. Kopf fast so breit wie die Brust. Mittel- und Hinterbeine verlängert. Laufen auf der Oberfläche des Wassers und ernähren sich von Insekten. *Hydrometra (Limnobates) stagnorum* L. Hinterflügel fehlen. *Limnotrechus (Gerris) lacustris* L. Europa. *Halobates sericeus* Eschz. Flügellos. Still. Oz.

2. Sektion. *Cryptocerata (Hydrocores),* Wasserwanzen. Fühler kürzer als der Kopf, drei- oder viergliedrig, mehr oder minder versteckt, Schnabel kurz. Nähren sich von tierischen Säften.

Fam. *Nepidae,* Wasserskorpione. Körper flach. Die Vorderbeine sind kräftige Raubfüße. *Nepa cinerea* L. (Fig. 679). *Ranatra linearis* L. Europa. *Belostoma grande* L. Surinam. *Naucoris cimicoides* L. Europa.

Fam. *Notonectidae,* Rückenschwimmer. Rücken gewölbt, Bauchseite flach, beim Schwimmen nach oben gewendet. Kopf groß. Schienen und Fuß der Hinterbeine flach, beiderseits mit langen Haaren besetzt. *Corixa striata* L. *Notonecta glauca* L. Europa.

2. Unterordnung. *Homoptera.* Flügel meist gleichartig, seltener die vorderen derber; sie liegen dem Körper in der Ruhe dachförmig auf. Mundteile an die Kehle heruntergerückt.

1. Sektion. *Auchenorhyncha,* Zikaden, Zirpen. Vorderflügel oft undurchsichtig, lederartig. Kopf verhältnismäßig groß mit kurzen borstenförmigen Fühlern. Bei vielen sind die Hinterbeine Sprungbeine, mit denen sich die Tiere vor dem Fluge fortschnellen. Die Weibchen besitzen einen Legestachel und bringen die Eier oft unter die Rinde und in Zweige der Pflanzen.

Fam. *Cicadidae (Stridulantia),* Singzikaden. Körper plump, der kurze Kopf mit aufgetriebener Stirn. Vorderflügel gestreckt und länger als die Hinterflügel. Hinterbeine nicht zu Sprungbeinen entwickelt. Am 1. Abdominalsegment beim Männchen ein Stimmorgan, welches einen lautschrillenden Ton hervorbringt (Fig. 680). Als scheue Tiere halten sie sich am Tage zwischen Blättern versteckt. Sie leben von den Säften junger Triebe und können durch ihren Stich das Ausfließen süßer Pflanzensäfte veranlassen, die zu dem Manna erhärten *(Tettigia orni).* Die ausschlüpfenden Larven (Fig. 680) graben sich mit ihren schaufelförmigen Vorderbeinen in die Erde und saugen Wurzeln an. *Tettigia orni* L., Mannazikade. *Cicada plebeja* Scop. Südeuropa. *Tibicen septemdecim* Fabr. Larvenzeit soll 17 Jahre dauern. Nordamerika (Fig. 680). *T. haematodes* Scop. Mittel- und Südeuropa. *Cicadetta montana* Scop. Europa.



Fig. 681. *Psylla fraxini* (nach Curtis).

Fam. *Fulgoridae,* Leuchtzirpen. Kopf vielgestaltig. Vorderflügel mit Deckschüppchen. Bei vielen bedeckt sich der Hinterleib mit Wachsflaum und Wachssträngen, die bei einer Art *(Flata limbata)* in so reicher Menge sezerniert werden, daß sie gewonnen werden und als „chinesisches Wachs" in den Handel kommen. *Fulgora laternaria* L., der Laternenträger aus Surinam, sollte nach den irrtümlichen Angaben Merians aus dem laternenförmigen Stirnfortsatze Licht ausstrahlen. *Pyrops candelaria* L., chinesischer Laternenträger. *Lystra lanata* L. Brasilien. *Flata limbata* Fabr., China. *Issus coleopteratus* Fabr. *Dictyophara europaea* L. Südeuropa.

Fam. *Triecphoridae.* Kopf mit vorgewölbter Stirn, Beine wenig bedornt. Mit Sprungbeinen. Die Larven mancher Formen (Schaumzikaden) lassen aus dem After, nach anderen Angaben auch aus dorsalen Hautdrüsen ein durch die Luft aus den Tracheen schaumig aufgeblasenes Sekret (sog. Kuckucksspeichel) hervortreten, in das sie sich einhüllen. *Triecphora vulnerata* Germ. (*Cercopis sanguinolenta* L.). *Philaenus (Aphrophora) spumarius* L. Gemeine Schaumzikade. *Aphrophora alni* Fall. Europa.

Fam. *Membracidae,* Buckelzirpen. Kopf nach unten gerückt. Prothorax meist mit großen, den Hinterkörper überdeckenden Fortsätzen. *Membracis foliata* Fabr. Brasilien. *Centrotus cornutus* L. Europa.

Fam. *Jassidae.* Mit frei vortretendem Kopf. Der Prothorax bedeckt den Mesothorax bis zum Scutellum. Vorderflügel lederartig. Hinterbeine verlängert und bedornt. *Ledra aurita* L. *Tettigoniella viridis* L. *Cicadula sexnotata* Fall. Zwergzikade. *Jassus atomarius* Fabr. Europa.

2. Sektion. *Psylloidea.* Blattflöhe. Kleine Homopteren. Vorderflügel meist lederartig. Abdomen klein. Fühler lang, zehngliedrig. Beine kurz, die hinteren zum Sprunge dienend. Wachsabscheidungen kommen allgemein vor. Geben durch ihren Stich häufig Veranlassung zu Deformitäten von Blüten und Blättern. Stehen den Zirpen nahe.

Fam. *Psyllidae. Psylla alni* L., *P. fraxini* L. (Fig. 681), *Trioza urticae* L., *Livia juncorum* Latr. Europa.

3. Sektion. *Phytophthires,* Pflanzenläuse. Homopteren mit zwei häutigen, wenig geaderten Flügelpaaren, im weiblichen Geschlecht jedoch meist flügellos. Sehr häufig wird die Oberfläche der Haut von einem dichten Wachsflaum überdeckt, dem Produkte von Hautdrüsen (Fig. 611).

Fam. *Aleurodidae.* Beide Geschlechter mit vier Flügeln und von gleicher Form. Fühler sechsgliedrig. *Aleurodes chelidonii* Latr. auf Chelidonium, *A. aceris* Geoffr. auf Ahorn. Europa.

Fam. *Aphidae,* Blattläuse. In der Regel mit vier durchsichtigen Flügeln, die jedoch dem Weibchen, selten auch dem Männchen fehlen können. Fühler lang. Die Blattläuse leben von Pflanzensäften aus Wurzeln, Blättern und Knospen bestimmter Pflanzen, häufig in den Räumen gallenartiger Anschwellungen oder Blattdeformitäten, die durch den Stich dieser Tiere erzeugt werden. Viele besitzen auf der Rückenfläche des drittletzten Abdominalsegmentes zwei sog. „Honigröhren", die eine wachsartige Masse absondern. Die süße, von Ameisen eifrig aufgesuchte Flüssigkeit, der Honigtau, wird von den Exkrementen gebildet. Außer den stets flügellosen Weibchen, welche meist erst im Herbste zugleich mit den meist geflügelten Männchen auftreten und nach der Begattung befruchtete Eier ablegen, gibt es parthenogenetische, vivipare, häufig geflügelte Generationen (sog. Ammen), die vorzugsweise im Frühjahr und Sommer verbreitet sind (Fig. 232). Bereits Bonnet sah neun Generationen viviparer Aphiden aufeinander folgen. Sie unterscheiden sich von den oviparen Weibchen der Geschlechtsgeneration nicht nur in Form und Färbung sowie häufig durch den Besitz von Flügeln (die erste vivipare Form ist bei fast allen Aphiden ungeflügelt), sondern auch dadurch, daß ihrem Genitalapparat ein Receptaculum seminis fehlt und die Eier (Pseudova, Keime) bereits in den sehr langen Eiröhren (Keimröhren) unter fortschreitendem Wachstum die Embryonalentwicklung durchlaufen. Vivipare und ovipare Aphiden folgen meist in gesetzmäßigem Wechsel, indem aus den befruchteten, überwinterten Eiern der Weibchen im Frühjahre vivipare Weibchen hervorgehen, deren Nachkommenschaft durch zahlreiche Generationen hindurch lebendig gebärende Formen erzeugt. Im Herbste erst werden Männchen und ovipare Weibchen geboren, die sich miteinander begatten. Indessen gibt es auch *Aphiden,* die sich mehr als ein Jahr hindurch parthenogenetisch fortpflanzen. Die *Pemphiginen (Schizoneura, Pemphigus)* weichen insofern ab, als die sehr kleinen und ungeflügelten Männchen und Weibchen des Rüssels und Darmkanals entbehren, wie dies auch für die Geschlechtstiere der Rindenläuse *(Chermesinen)* zutrifft.

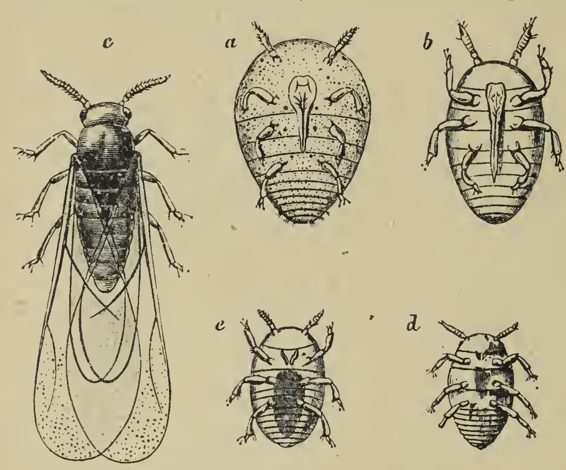


Fig. 682. *Phylloxera (Xerampelus) vastatrix* (*a, b, c* nach Taschenberg, *d, e* nach Fatio).

a Gallenbewohnende Form, 25/1 *b* Wurzellaus, 40/1 *c* geflügelte Generation, 25/1 *d* Männchen, *e* Weibchen der Geschlechtsgeneration. 30/1

Während die meisten Blattläuse den ganzen Generationszyklus auf derselben Nährpflanze durchmachen, verteilt sich bei einer Anzahl von Blattläusen (sog. migrierenden) der Zyklus der Generationen regelmäßig auf zwei Pflanzen, indem parthenogenesierende Weibchen der späteren Generationen auf eine Zwischenpflanze überfliegen. Auf dieser entwickeln sich eine Reihe weiterer parthenogenetischer Gene-

rationen, schließlich in der zweiten Hälfte des Sommers geflügelte Formen (sog. Sexuparae), die auf die Hauptnährpflanze zurückfliegen und hier die Geschlechtstiere produzieren. Bei den *Aphidinen* gelangen die Männchen bereits auf der Zwischenpflanze zur Ausbildung und fliegen mit den Sexuparen der Weibchen auf die Hauptnährpflanze zurück; bei den *Chermes*arten und den *Pemphigus*arten der Pistazien entstehen und überfliegen die Sexuparen erst im Frühjahre des nächstfolgenden Jahres.

Die Fortpflanzung von *Chermes* weicht insofern ab, als hier anstatt der viviparen Generationen ovipare parthenogenesierende Generationen *(Cnaphalodes strobilobius* Kltb. u. a. A.) auftreten. Die weibliche flügellose sog. Tannenlaus (Generation A) überwintert an der Basis der Fichtenknospe, wächst im Frühjahr beträchtlich und legt zahlreiche Eier ab, welche sich parthenogenetisch entwickeln. Die ausgeschlüpften Jungen (Generation B) erzeugen die Ananas-ähnliche Galle; sie erhalten später Flügel, überfliegen (Migrantes alatae) von der Fichte auf eine Zwischenpflanze *(Cn. strobilobius* auf die Lärche) und erzeugen hier parthenogenetisch eine ungeflügelte Generation (C), welche auf der Lärche überwintert. Aus dieser gehen dann im Frühjahr zweierlei Individuen (Generation D) hervor, und zwar geflügelte (sog. Sexuparae) und ungeflügelte (Exsules). Die Sexuparen kehren auf die Fichte zurück und liefern die kleinen flügellosen Männchen und Weibchen (Generation E), aus deren befruchteten Eiern wieder die Generation (A) hervorgeht; die Exsules verbleiben auf der Zwischenpflanze und liefern weitere flügellose parthenogenesierende Generationen, welche im nächsten Frühling wieder einerseits Sexuparen, andererseits Exsulen den Ursprung geben. Bei manchen *Chermes*formen, so *Ch. abietis, pini, piceae* soll die Geschlechtsgeneration rudimentär sein oder fehlen, so daß hier ausschließlich Parthenogenese beobachtet wird.

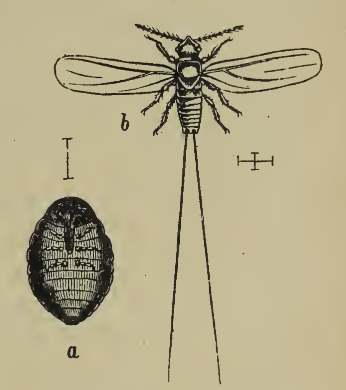


Fig. 683. *Coccus cacti.* *a* Weibchen, *b* Männchen (nach Burmeister).

Der Entwicklungsgang der berüchtigten Reblaus *(Phylloxera vastatrix)* ist ein ähnlicher (Fig. 682). Aus dem unter der Rinde des Rebstockes abgelegten befruchteten Winterei schlüpft im Frühjahr eine Form (Fundatrix) aus, welche flügellos bleibt und am Stamme aufwärts wandernd zur Gallenlaus der Blätter wird. Die Gallenläuse pflanzen sich als Ammen durch mehrere Generationen parthenogenetisch fort und liefern teils gleiche Formen, teils abwärts an die Wurzeln wandernde Individuen, die Wurzelläuse, welche die Nodositäten an den Wurzeln der Rebe erzeugen und hier teilweise überwintern. Auch diese können sich viele Generationen hindurch parthenogenetisch fortpflanzen. Im Spätsommer oder Herbst produzieren die Wurzelläuse geflügelte Formen (Sexuparae), die sich ebenfalls parthenogenetisch fortpflanzen, die Ausbreitung der Art ermöglichen und an der Unterseite der Blätter dimorphe Eier legen; aus den großer entstehen die darmlosen und des Saugrüssels entbehrenden ungeflügelten Weibchen, aus den kleinen die ebenfalls darmlosen und des Saugrüssels entbehrenden und ungeflügelten Männchen. Das Weibchen legt ein einziges befruchtetes Ei unter den Schuppen der Rinde ab, welches überwintert. Daneben überwintern auch von der letzten Ammengeneration herstammende Larven. An der europäischen Rebe werden in der Regel nur Wurzelgenerationen beobachtet, während an der amerikanischen Rebe der typische Entwicklungszyklus abläuft.

Die Hauptfeinde der Blattläuse sind die Larven von Braconiden (Aphidius), Syrphiden, Coccinelliden und Hemerobiiden.

Lachnus pini L. *Ptychodes juglandis* Frisch. *Aphis brassicae* L. *Macrosiphum (Siphonophora) rosae* L. *Drepanosiphum platanoides* Schr. (Fig. 232). *Schizoneura lanigera* Hausm. Blutlaus, auf Apfelbäumen. *Pemphigus bursarius* L. Pappelwollaus.

Chermes abietis L. Tannenlaus, erzeugt wie die folgenden Ananas-ähnliche Gallen an der Fichte. *Ch. (Dreyfusia) piceae* Rtzb. auf der Weißtanne. *Ch. (Pineus) pini* L. auf Pinus silvestris. *Cnaphalodes strobilobius* Kltb. auf Fichten, mit der Lärchenlaus als Zwischengeneration. *Phylloxera quercus* Fonsc., an Eichenblättern. Europa. *P. (Xerampelus) vastatrix* Planchon, Reblaus (Fig. 682). Heimat südliches Nordamerika.

Fam. *Coccidae,* Schildläuse. Die größeren Weibchen haben einen schildförmigen Leib und sind flügellos, die viel kleineren Männchen besitzen dagegen große Vorderflügel, zu denen noch verkümmerte Hinterflügel hinzukommen können. Fühler schnurförmig. Die Männchen entbehren im ausgebildeten Zustande des Rüssels und nehmen keine Nahrung auf, während die plumpen, oft unsymmetrischen und sogar die Gliederung einbüßenden Weibchen mit ihrem langen Schnabel bewegungslos im Pflanzenparenchym eingesenkt sind. Die Eier werden unter dem schildförmigen Leibe abgesetzt und entwickeln sich, von dem eintrocknenden Körper der Mutter geschützt, nach vorausgegangener Befruchtung *(Coccus),* zuweilen parthenogenetisch *(Lecanium, Aspidiotus).* Im Gegensatze zu den Weibchen erleiden die Männchen eine vollkommene Metamorphose, indem sich die flügellosen Larven mit einem Gespinnste umgeben und in eine ruhende Puppe umwandeln. Viele sind in Treibhäusern sehr schädlich, andere werden teils durch den Farbstoff, den sie in ihrem Leibe erzeugen (Cochenille), teils dadurch nützlich, daß sie durch ihren Stich den Ausfluß von pflanzlichen Säften veranlassen, welche getrocknet im Haushalt des Menschen Verwendung finden (Manna, Lack). *Aspidiotus hederae* Vallot (*nerii* Bouché), auf Oleander. *Lecanium hesperidum* L. *Kermes ilicis* L. Kermesschildlaus, auf Quercus coccifera. Als Alkermes im Handel, zum Rotfärben benützt. Südeuropa. *Tachardia (Carteria) lacca* Kerr., auf Ficus religiosa, die Bildung von Schellack bewirkend. Ostindien. *Coccus cacti* L. Cochenillelaus. Lebt auf Opuntia, liefert die Cochenille. Heimat Mexiko (Fig. 683). *Gossyparia mannipara* Kl. u. Erhbg. auf Tamarix, die Bildung der Manna verursachend. Sinai. *Dactylopius longispinus* Targ. (*Coccus adonidum* Bsd.). *Porphyrophora polonica* L. Polnische Cochenille, Johannisblut. Deutschland, Polen. *Orthezia urticae* L. *O. cataphracta* Shaw. Europa.

4. Kladus. **Mollusca, Weichtiere.**[1])

Protostomier ohne Metamerenbildung. Die dorsale, von einer Falte umsäumte, den sog. Eingeweidesack bildende Körperwand (Mantel) mit Stachel- oder Schalenbildungen bedeckt, ventral der aus dem Hautmuskelschlauch hervorgegangene Fuß. Nervensystem aus Cerebral-, Pedal- und Visceralganglien bestehend. Blutgefäßsystem mit der primären Leibeshöhle in Kommunikation. Coelom in der Regel durch reichliches Mesenchym verkleinert, ein Paar Nephridien, diese, in manchen Fällen auch die Genitaldrüse mit dem Coelom in Verbindung, letztere sonst vom Coelom abgekapselt.

[1]) G. Cuvier, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques Paris 1817. R. Leuckart, Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848. T. H. Huxley, On the Morphology of the cephalous Mollusca etc. Philos. Transact. 1853. H. v. Jhering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877. J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. 1881. P. Pelseneer, La Classification générale des Mollusques. Bull. scientif. de France et Belg. XXIV. 1892. Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. cour. Acad. de Belgique. 1899. Introduction à l'étude des Mollusques. Bruxelles 1894. K. Grobben, Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzgsb. Akad. Wien.

Seit Lamarck und Cuvier begreift man unter Mollusken eine Reihe von Tiergruppen, die Linné zu den Würmern stellte.

Der Körper der Mollusken (Fig. 684) zeigt keine Metamerie. Er ist bilateral symmetrisch; nur bei den *Gastropoden* erscheint die Bilaterie dorsal durch die asymmetrische Entwicklung des Eingeweidesackes gestört.

Der Körper wird von einer weichen, an Schleimdrüsen reichen Haut bedeckt, ist daher besonders für einen Aufenthalt im Wasser oder feuchter Erde geeignet. Nur zum kleineren Teile sind die Weichtiere Landbewohner und dann stets von beschränkter langsamer Lokomotion, während die im

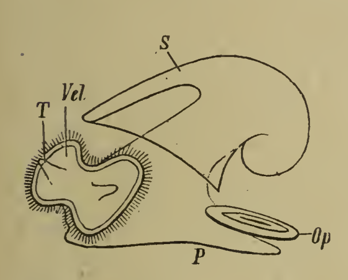


Fig. 684. Ältere Larve (Veliger) eines *Gastropoden* (nach Gegenbaur).
S Mantel mit Schale, *P* Fuß, *Vel* Velum, *T* Tentakeln, *Op* Deckel (Operculum).

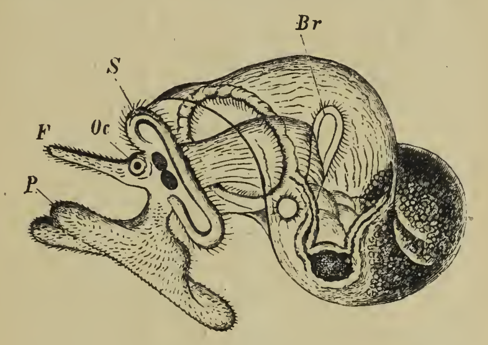


Fig. 685. Veligerlarve von *Vermetus* (nach Lacaze-Duthiers).
Br Kieme, *F* Fühler, *Oc* Auge, *P* Fuß, *S* Segel.

Wasser lebenden Formen unter den weit günstigeren Bewegungsbedingungen dieses Mediums sogar zu einer raschen Schwimmbewegung befähigt sein können.

Bei den meisten Mollusken setzt sich der Vorderteil des Körpers mit dem Eingange in den Verdauungstrakt, den Zentralteilen des Nervensystems und den Sinnesorganen mehr oder minder scharf als Kopf ab. Nur bei den *Lamellibranchiaten*, einigen *Gastropoden* und *Amphineuren* erscheint dieser Körperabschnitt reduziert. Der Rumpf enthält in seinem dorsalen gewölbten, zuweilen turmförmig erhobenen und spiral eingerollten Abschnitte, dem sog. *Eingeweidesack*, die vegetativen Organe. Die ihn bedeckende Haut bleibt meist zart, während sich an der Ventralseite der Hautmuskelschlauch mächtig entwickelt und zu dem überaus verschieden geformten Bewegungsorgane, dem *Fuß*, ausbildet. Der Fuß ist unpaar *(Protopodium)*, doch kön-

1894. W. Biedermann, Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXXVI. 1900. H. Simroth, Mollusca. Bronns Class. u. Ordn. d. Thierr. III. 1892—1909. P. Fischer, Manuel de Conchyliologie. Paris 1887. Martini und Chemnitz, Systematisches Conchylienkabinett. Nürnberg 1850—1914. G. Tryon, Manual of Conchology, fortges. von H. Pilsbry. Philadelphia 1879—1914. A. Naef, Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. III. 1913. L. Cuénot, Les organes phagocytaires des Mollusques. Arch. zool. expér. 1914. Vgl. außerdem die Werke von Woodward Johnston, Chenu, Adams, Reeve, Ray Lankester u. a.

nen paarige Teile *(Parapodien)* an ihm zur Entwicklung kommen. Oberhalb des Fußes erhebt sich um den Körper eine Hautfalte (Mantelfalte), die sich entweder im ganzen Umkreis des Rumpfes und des Kopflappens entwickelt oder auf den Rumpf beschränkt bleibt; ersteres trifft für die *Amphineura (Placophora, Solenogastres),* letzteres für die von Gegenbaur als *Conchifera* zusammengefaßten *Gastropoda, Lamellibranchiata, Solenoconchae* und *Cephalopoda* zu. Die von der Mantelfalte umsäumte dorsale Körperwand

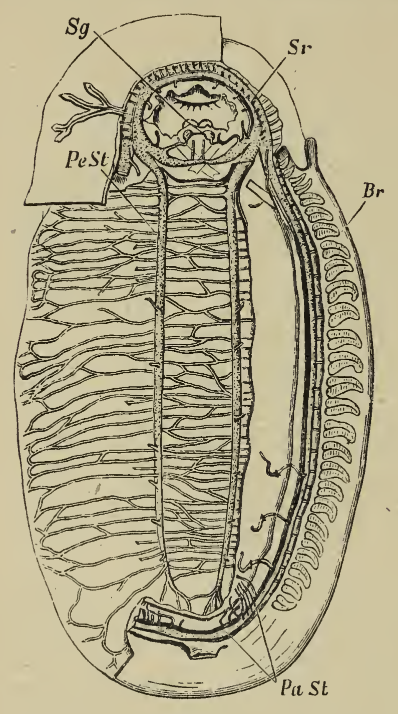


Fig. 686. Nervensystem von *Chiton olivaceus (siculus)* (nach B. Haller).
Sr Cerebralstrang, *Sg* Subradularganglion, *Pe St* Pedalstrang, *Pa St* Visceropallialstrang, *Br* Kiemen (Ctenidien).

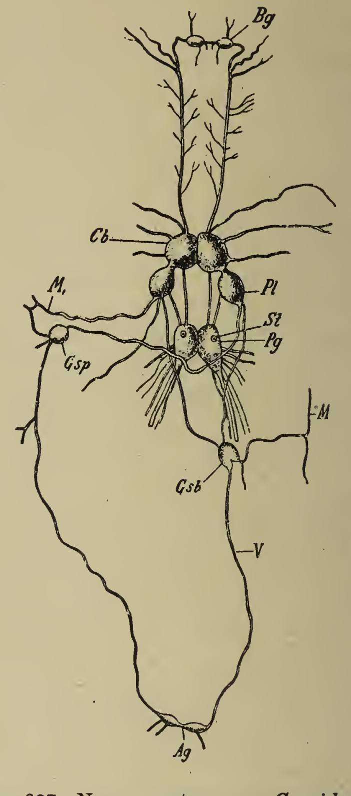


Fig. 687. Nervensystem von *Cassidaria echinophora* (nach B. Haller).
Bg Buccalganglion, *Cb* Cerebralganglion, *Pl* Pleuralganglion, *Pg* Pedalganglion, *St* Statocyste, *V* Visceralschlinge, *Gsb* Sub-, *Gsp* Supraintestinalganglion, *Ag* Abdominalganglion, *M*, M_1 Mantelnerven.

wird als *Mantel* bezeichnet. Sie scheidet Skeletbildungen ab, entweder in Form von Stacheln *(Amphineura)* (Fig. 688), oder als einheitliche Schale *(Conchifera)* (Fig. 685). Die zwischen Mantelfalte und Fuß gelegene Höhle heißt *Mantelhöhle.*

Das Nervensystem (Fig. 686, 687) besteht aus einem dorsal vom Darm gelegenen *Cerebralganglion* (bezw. einem mit kontinuierlichem Ganglienbelag versehenen *Cerebralstrang*) mit den Nerven für den Kopf und besonderen Ganglien *(Buccalganglien)* für den Vorderdarm. Mit ihm stehen zwei ventrale, durch Querkommissuren verbundene *Pedalstränge* oder *Pe-*

dalganglien, welche die Nerven für den Fuß abgeben, in Zusammenhang. Dazu kommen bei den *Amphineura* zwei laterale *Visceropallialstränge* (Pleuralstränge), die mit den Pedalsträngen durch Kommissuren verbunden sind und dorsal über dem Enddarm miteinander zusammenhängen. Sie liefern die Nerven für den Mantel und die meisten Eingeweide. Bei den *Conchifera* hingegen sind eine ventral vom Darm verlaufende *Visceralschlinge (Visceralkommissur)* mit eingelagerten Ganglien sowie gesonderte Mantelnerven vorhanden; beide entspringen an dem sog. *Pleuralganglion,* das durch Kommissuren mit dem Pedal- und Cerebralganglion verbunden ist.

Tastorgane finden sich insbesondere an den Tentakelbildungen allgemein verbreitet. Auch Geschmacksorgane wurden beobachtet. Geruchsorgane treten entweder am Kopfe oder am Eingange der Mantelhöhle (Osphradium) in der Nähe der Kiemen auf. Weit verbreitet finden sich Augen vom Typus der Napf- oder Blasenaugen paarig am Kopfe. Augen anderen Baues können am Mantel auftreten. Fast allgemein kommen statische Organe (Statocysten) vor, dem Gehirn- oder dem Pedalganglion angelagert, jedoch stets von ersterem innerviert.

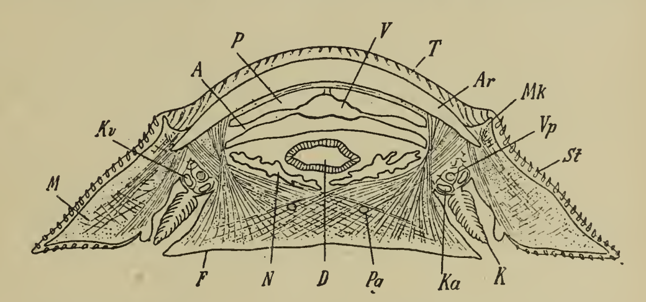


Fig. 688. Querschnitt durch *Chiton* (schematisiert) (Original).
F Fuß mit an der Schalenplatte befestigter reicher Muskulatur, *M* Mantel, *St* Stachel in der cuticularen Mantelbedeckung, *Ar* Articulamentum, *T* Tegmentum der Schalenplatte, *Mk* Aesthetenbildende Mantelkante, *K* Kieme (Ctenidium) in der Mantelhöhle, *Ka* Kiemenarterie, *Kv* Kiemenvene, *V* Ventrikel, *A* Vorhöfe des Herzens, *P* Pericardialraum (Coelom), *D* Darm, *N* Nephridien, *Pg* Pedalstrang, *Vp* Visceropallialstrang.

Am Darm lassen sich die als Vorder-, Mittel- und Enddarm bezeichneten Abschnitte unterscheiden, der Mitteldarm meist mit einem umfangreichen Hepatopancreas (Leber). In der Mundhöhle liegt ventral eine mit zahlreichen in Reihen (Gliedern) angeordneten chitinigen Zähnchen besetzte Reibplatte *(Radula);* sie fehlt sämtlichen *Lamellibranchiaten* sowie in einzelnen anderen Fällen. Der After ragt hinten in die Mantelhöhle; bei Formen mit asymmetrisch entwickeltem und gedrehtem Eingeweidesack *(Gastropoda)* liegt er aus der Mittellinie an eine Körperseite verschoben.

Als Respirationsorgane finden sich in der Mantelhöhle zu Seiten des Afters Kiemen *(Ctenidien)* von ursprünglich doppelfiedrigem Typus in einem, selten mehreren Paaren vor. Nur ein Ctenidium besitzen infolge asymmetrischer Ausbildung des Körpers die meisten *Gastropoden.* Daneben dient auch meist die freie (innere) Oberfläche des Mantels der Respiration. Bei Ausfall der Ctenidien *(Solenoconchae,* viele *Gastropoden)* besorgt der Mantel allein die Respiration und wird bei am Lande lebenden Schnecken *(Pulmonata)* dann als Lunge bezeichnet; in anderen Fällen (meiste *Nudibranchiata)* bilden sich sekundäre Kiemenanhänge aus.

Die Mollusken besitzen ein in Atrium und Ventrikel gegliedertes Herz (Fig. 688); dazu kommt ein System von Arterien und Venen. Vollkommen geschlossen ist das Blutgefäßsystem vielleicht in keinem Falle, indem auch da, wo Arterien und Venen durch Capillaren verbunden sind *(Cephalopoda)*, sich Lakunen der primären Leibeshöhle einschieben. Das Herz ist ein arterielles.

Das Coelom (Fig. 688) ist durch die mächtige Entwicklung einer in reichliches Bindegewebe eingelagerten mesenchymatischen Muskulatur in der Regel zu einem kleinen Sack *(Pericardium)* reduziert, der meist bloß das Herz enthält. Mit dem Coelom kommuniziert mittels Wimpertrichters ein paariges (bei Asymmetrie unpaares), meist sackförmig entwickeltes Nephridium, das in zahlreichen Fällen auch der Ausleitung der Genitalprodukte dient.

Die Höhle der Genitaldrüse steht zuweilen *(Solenogastres, Cephalopoda)* mit dem Coelom (Pericard) in offener Verbindung; sonst ist eine getrennte Genitaldrüse vorhanden.

Die Fortpflanzung erfolgt durchweg auf geschlechtlichem Wege. Die Mollusken sind entweder hermaphroditisch oder, wie zahlreiche marine *Gastropoden*, die *Solenoconchen*, die meisten *Lamellibranchiaten* und *Amphineuren* und alle *Cephalopoden*, getrenntgeschlechtlich.

Die Entwicklung ist in der Regel eine Metamorphose, in welcher ein Larvenstadium auftritt, das nach Form, Wimperbekleidung und innerer Organisation mit der Trochophoralarve der Anneliden große Übereinstimmung zeigt, sich aber bereits durch den Besitz einer Schalenanlage (Schalendrüse) auszeichnet. Der Apparat der Wimperkränze entfaltet sich häufig *(Veligerstadium)* zu ansehnlicher Größe und wird dann als Segel (Velum) bezeichnet (Fig. 685).

Die Molluskenschalen bilden die zahlreichsten Leitfossile. Alle Gruppen mit Ausnahme der Amphineura, welche zur Erhaltung im fossilen Zustande weniger tauglich erscheinen, sind bis ins Cambrium zurück zu verfolgen.

Die Mollusken zerfallen in die zwei Klassen: 1. *Amphineura,* 2. *Conchifera.*

I. Klasse. **Amphineura.**

Dorsoventral abgeflachte oder wurmförmige Mollusken mit wenig entwickeltem Kopfe, mit auch am Kopfe entwickeltem Mantel, der von einer dicken Cuticula mit Stachelbildungen bedeckt ist, mit Visceropallialstrang. Fuß eine Kriechsohle oder rückgebildet.

Von den in dieser Klasse durch v. Jhering als *Amphineura* bezeichneten vereinigten *Placophora* und *Solenogastres* erweisen sich erstere als ursprünglicher und überhaupt als die primitivsten Molluskeln.

1. Ordnung. **Placophora, Käferschnecken.**[1])

Amphineuren von in der Regel dorsoventral abgeflachtem Körper, mit wenig entwickeltem Kopfe. Mantel von acht schienenartigen Schalenstücken nebst Stacheln bedeckt. Fuß eine Kriechsohle. Ctenidien zahlreich.

Der symmetrisch entwickelte Körper (Fig. 689) ist in der Regel dorsoventral abgeflacht, seltener wurmförmig *(Cryptoplax)* und besitzt einen wenig scharf abgesetzten Kopf. Der Fuß ist eine Kriechsohle. Die mächtig entwickelte Mantelfalte deckt dorsal Kopf und Rumpf vollständig. An seiner Oberfläche entwickelt der Mantel eine dicke Cuticula und kalkige Stachelbildungen (Fig. 688).

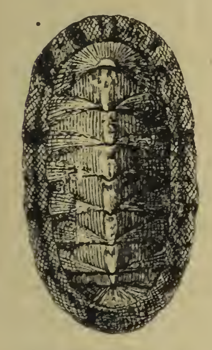


Fig. 689. *Chiton olivaceus.* ca. ²/₁



Fig. 690. Querschnitt durch die Mantelbedeckung von *Chiton (Callochiton) laevis* (nach Blumrich).

Ar Articulamentum, *T* Tegmentum der Schalenplatte, *Ae* Aesthet, *C* Cuticula, *S* Stachel der peripheren Mantelbedeckung, *Mk* Aesthetenbildende Mantelkante, *Ep* Mantelepithel, *Bl* Blutlakunen.

Letztere erscheinen in den Seitenteilen des Mantels als spitze oder schuppenförmige Stacheln, welche in die Cuticula eingebettet sind und an Epithelpapillen entstehen. Die Mitte des Rückens dagegen wird von acht schienenartigen, miteinander artikulierenden Schalenplatten bedeckt, die sich aus zwei Schichten aufbauen. Die untere kalkige Schichte (Articulamentum) entspricht einem verbreiterten Schuppenstachel; die obere (Tegmentum) besteht aus der verkalkten Cuticula mit eingelagerten Epithelpapillen (Aestheten), welche oberflächlich von einer cuticularen Kappe bedeckt sind

[1]) A. Th. Middendorf, Beiträge zu einer Malacozoologia Rossica. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1849. B. Haller, Die Organisation der Chitonen der Adria. Arb. zool. Inst. Wien. IV, V. 1882—1883. A. Kowalevsky, Embryogénie du Chiton Polii. Ann. Mus. d'hist. natur. Marseille. I. 1883. J. Blumrich, Das Integument der Chitonen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LII. 1891. L. Plate, Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. Suppl. IV. u. V. 1898—1901. H. Health, The Development of Ischnochiton. Zool. Jahrb. XII. 1899. M. Nowikoff, Über die Rückensinnesorgane der Placophoren etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVIII. 1907. J. Thiele, Revision des Systems der Chitonen. Zoologica, LVI. 1909—1910. Vgl. außerdem die Abhandlungen von Lovén, van Bemmelen, Moseley, A. Sedgwick, Sampson, Wissel, Wettstein u. a.

(Fig. 690). Die Aestheten nehmen von einer am Rande der Schalenstücke erhobenen Mantelkante ihre Entstehung; sie sind wahrscheinlich Sinnesorgane und bei manchen tropischen Formen augenartig ausgebildet. Bei *Cryptochiton* werden die Schalenplatten vollständig vom Mantel umschlossen.

In der rinnenförmigen Mantelhöhle finden sich mehrere (6) bis zahlreiche (80) Paare zweifiedriger Kiemen (Ctenidien) entweder längs der ganzen Mantelrinne (Fig. 686) oder auf den hinteren Abschnitt derselben beschränkt. Viele Placophoren besitzen in der Mantelrinne Schleimdrüsenwülste.

Die ventral gelegene Mundöffnung führt in die Mundhöhle und den zwei seitliche Divertikel aufweisenden Pharynx mit langer Radula; in letzteren münden ein Paar Speicheldrüsen und zwei sackförmige Drüsen (Zuckerdrüsen). Es folgt der kurze Oesophagus, der Magen mit paarigem Hepatopankreas (Leber) sowie der in mehrfachen Schlingen gewundene Darm, welcher hinten in der Mantelrinne ausmündet.

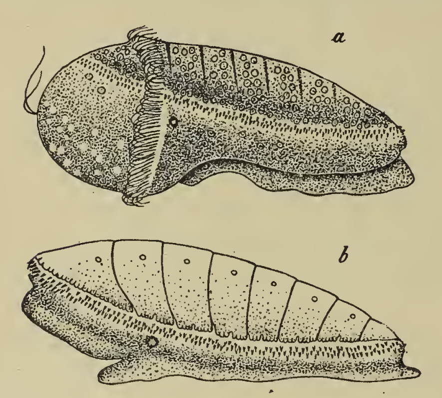


Fig. 691. Larvenstadien von *Ischnochiton magdalenensis*, Seitenansicht.
a Freischwimmende Larve mit Wimperkranz, *b* ältere Larve (nach Heath).

Das Herz (Fig. 688) liegt dorsal vom Darm in einem Pericardialsack (Coelom) und besteht aus einer hinten blind endigenden Kammer und zwei Atrien, deren Hinterenden mit einander kommunizieren. Atrioventricularostien finden sich 1—4, zumeist 2. Von der Herzkammer geht nach vorn eine Aorta mit Nebenästen ab. Das Blut gelangt sodann in die Leibeshöhle, sammelt sich ventral in einem großen venösen Sinus und fließt von hier in die Kiemenarterien ein. Aus den Kiemen wird das arteriell gewordene Blut durch die Kiemenvenen zum Vorhof zurückgeführt. Ein Teil des im Mantel zirkulierenden Blutes gelangt mit Umgehung der Kiemen direkt in die Kiemenvene.

Am Nervensystem (Fig. 686) unterscheidet man einen Cerebralstrang, welcher den Kopflappen und die vordere Mantelregion innerviert und sich unter dem Oesophagus in der sog. Labialkommissur fortsetzt, zwei durch zahlreiche Querkommissuren verbundene Pedalstränge und zwei über dem Enddarm sich vereinigende Visceropallialstränge. Letztere stehen mit den Pedalsträngen in vielen Fällen gleichfalls durch Querkommissuren (Lateropedalkommissuren) in Verbindung. Außerdem finden sich zwei Buccalganglien, ferner zwei Subradularganglien, die zu einem am Boden der Mundhöhle gelegenen Sinnesorgan (Subradularorgan), einem Geschmacksorgan, gehören. Von sonstigen Sinnesorganen finden sich Geruchsorgane

in der Nähe der Afterpapille. Als Tastorgane sind auch die Stacheln zu betrachten. Kopffühler fehlen, ebenso statische Organe. Endlich sei hier an die Aestheten erinnert.

Die U-förmig gestalteten Nieren sind paarig, kommunizieren mittels eines Wimpertrichters mit dem Pericardialraum und münden rechts und links in der Region der 7. Rückenplatte in die Mantelrinne aus. Die Placophoren sind getrennten Geschlechtes. Hoden und Ovarien bilden eine einfache Drüse, welche zwischen Aorta und Darm liegt und jederseits vor der Nierenöffnung durch einen Ausführungsgang mündet.

Die Entwicklung ist eine Metamorphose. Die Larve (Fig. 691 *a*) besitzt außer dem praeoralen Wimperkranz einen apicalen Wimperschopf. Als larvale Organe sind eine hinter dem Munde ausmündende Fußdrüse sowie bei älteren Larven zwei hinter dem Wimperkranz gelegene Augen zu erwähnen. Bemerkenswert ist die Erstreckung der Mantel- und Schalenanlage in die praeorale Körperregion (Fig. 691).

Sämtliche Placophoren sind marin und können sich ventral einrollen.

Fam. *Lepidopleuridae.* Alle Schalenplatten ohne Insertionsplatten. Tegmentum o groß wie das Articulamentum. *Lepidopleurus cajetanus* Poli. Mittelmeer, Atl. Oz.

Fam. *Acanthochitidae.* Tegmentum der Schalenplatten reduziert. *Acanthochites fascicularis* L. Atl. Oz. und Mittelmeer. *Cryptochiton stelleri* Midd. Schale vom Mantel vollständig überwachsen. Nordpazif. Oz.

Fam. *Cryptoplacidae.* Körper wurmförmig. Schalenplatten klein, zum Teil voneinander entfernt. *Cryptoplax (Chitonellus) larvaeformis* Blainv. Still. Oz.

Fam. *Ischnochitonidae.* Alle Schalen mit Insertionsplatten. *Ischnochiton textilis* Gray, Kap. d. gut. Hoffnung. *I. magdalenensis* Hinds. Westküste von Nordamerika. *Callochiton laevis* Mont. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Chitonidae.* Schalenstücke breit. *Chiton olivaceus* Spengl. (*siculus* Gray). Mittelmeer (Fig. 689). *Ch. magnificus* Dh. Chile. *Tonicia chilensis* Frmbl. Mit Schalenaugen. Chile.

2. Ordnung. **Solenogastres (Aplacophora).**[1]

Amphineuren von wurmförmigem Körper mit reduziertem Kopfe. Der den Körper fast oder vollständig umschließende Mantel mit Stacheln besetzt. Fuß rückgebildet oder fehlend; Ctenidien meist nicht vorhanden.

Der Körper der Solenogastres ist wurmförmig-zylindrisch (Fig. 693). Ein Kopfabschnitt hebt sich nicht ab, doch kann der vordere Abschnitt des

[1]) Außer Koren und Danielssen vgl. T. Tullberg, Neomenia a new genus of invertebrate animals. Svenska Vet. Akad. Handl. III, 1875. G. A. Hansen, Anatom. Beskrivelse af Chaetoderma nitidulum. Nyt. magaz. for naturvidensk., XXII. 1877. A. A. W. Hubrecht, Proneomenia Sluiteri. Niederl. Arch. f. Zool., Suppl. I, 1881. A. Kowalevsky et A. F. Marion, Contributions à l'histoire des Solénogastres au Aplacophores. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille III. 1887. P. Pelseneer, Sur le pied de Chitonellus et des Aplacophora. Bull. scient. France et Belg. XXII. 1890. G. Pruvot, Sur le développement d'un Solénogastre. Compt. rend. Ac. Paris CXI. 1890. Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France. Arch. zool. exp. 1891. Sur l'embryogénie d'une Proneomenia. Compt. rend. Ac. Paris. CXIV. 1892. Sur les affinités et le classement des Néoméniens. Arch. zool. exp. 1902. A.

Körpers durch eine Einschnürung abgesetzt sein (Fig. 697). Der Körper wird fast vollständig vom Mantel umhüllt, die Mantelhöhle erscheint auf eine schmale drüsenreiche Bauchfurche verengt, die eine bewimperte Falte, den rudimentären Fuß, enthält (Fig. 692) und sich nur am Hinterende zu der sog. Kloake erweitert (Fig. 695). Am Vorderende der Bauchfurche mündet eine große Drüse (homolog der larvalen Fußdrüse von *Chiton*). Bei *Chaetoderma* fehlt die Bauchfurche mit Fuß, so daß der Mantel allseitig den Körper umgibt; von der Mantelhöhle findet sich hier bloß die im glockenförmigen Endabschnitt des Körpers gelegene Kloake. Der Mantel der Solenogastres wird von einer Cuticula bedeckt,

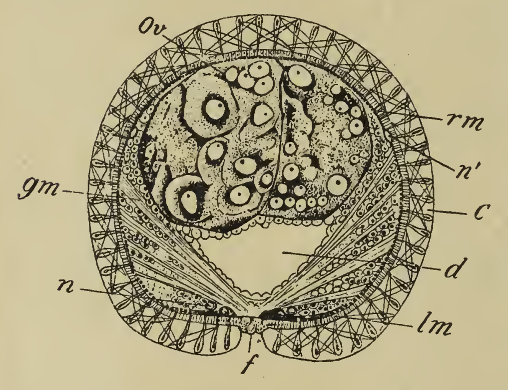


Fig. 692. Querschnitt durch *Rhopalomenia gorgonophila*.

C Cuticula, Stacheln und Epithelpapillen enthaltend, *f* Fußrudiment, *d* Darm, *Ov* Ovarium, *n* Pedalnervenstrang, *n'* Visceropallialstrang, *lm* Längsmuskeln, *rm* Ringmuskeln, *gm* Muskeln zwischen Fuß und seitlicher Körperwand (nach Kowalevsky).



Fig. 693. *Proneomenia sluiteri* (nach Hubrecht).

O Mund, *F* Bauchfurche. 3/4

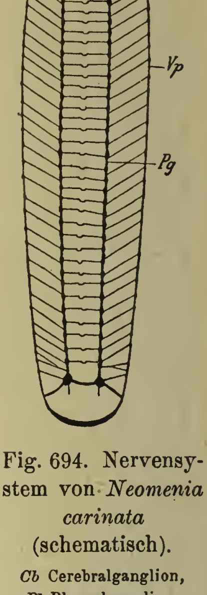


Fig. 694. Nervensystem von *Neomenia carinata* (schematisch).

Cb Cerebralganglion, *Pl* Pleuralganglion, *Bg* Buccalganglion, *Pg* Pedalstrang, *Vp* Visceropallialstrang (nach Wirén).

welche Kalkstacheln, zuweilen auch Epithel- (Sinnes-) Papillen enthält (Fig. 692).

Das Nervensystem (Fig. 694) besteht aus dem Cerebralganglion, von dem eine Kommissur mit Buccalganglien ausgeht, sowie aus zwei Pedal- und zwei Visceropallialsträngen, letztere über dem Rektum untereinander verbunden. Die Pedalstränge stehen sowohl untereinander als auch mit den Visceropallialsträngen durch zahlreiche Querkommissuren in Verbindung. Bei *Chaetoderma* verschmelzen Pedal- und Visceropallialstränge jederseits

---

Wirén, Studien über Solenogastres. I. II. Svenska Vet. Akad. Handl. XXIV. 1892. H. F. Nierstrasz, Das Herz der Solenogastren. Verh. Akad. Wetenschap. Amsterdam 1903. H. Heath, The Morphology of a Solenogastre. Zool. Jahrb. XXI. 1905. The Solenogastres. Rep. Exp. Albatross. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge. XLV. 1911. J. Thiele, Solenogastres. Tierr. 38. Lfg. 1913.

hinten miteinander und Querkommissuren sind auf den vorderen Abschnitt beschränkt. Von Sinnesorganen ist besonders eine kleine, dorsal gelegene Grube nahe dem hinteren Körperende zu erwähnen.

Die im vorderen Körperende ventral, bei den *Chaetodermatoidea* terminal gelegene Mundöffnung führt in einen geradgestreckten Darm, welcher in einen Pharynx, Mitteldarm und Enddarm zerfällt. Der After öffnet sich in die Kloake (Fig. 695). In den Pharynx münden ein Radulasack mit kleiner Radula sowie ein Paar Speicheldrüsen ein. Zuweilen (z. B. *Neomenia)* fehlt die Radula. Am Darm von *Chaetoderma* findet sich ein weiter, als Leber betrachteter ventraler Blindsack. Von besonderen Drüsen sind zwei in die Kloakenhöhle mündende Blindschläuche mancher

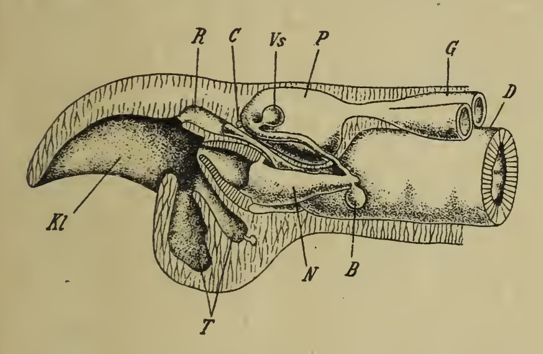


Fig. 695. Hinteres Körperende von *Ichthyomenia (Ismenia) ichthyodes*, teilweise im Medianschnitt.
D Mitteldarm, *R* Rectum, *Kl* Kloake (Mantelhöhle), *G* Genitaldrüse, *P* Pericardium, *N* Nephridium, *Vs* Vesicula seminalis, *B* Divertikel, *C* Kommissur der beiden Visceropallialstränge, *T* Taschen des Kloakenraumes (nach Pruvot).

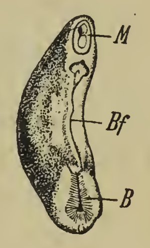


Fig. 696. *Neomenia carinata* (nach Hansen). 1/1
M Mund, *Bf* Bauchfurche, *B* Kloake mit den respiratorischen Hautfalten.



Fig. 697. *Chaetoderma nitidulum.* *K* Ctenidien. (nach Wirén). 2/1

Formen zu erwähnen, deren Fadensekret ihre Deutung als Byssusdrüse veranlaßte (Hubrecht).

Die Kreislaufsorgane bestehen aus einem sackförmigen, durch eine Einstülpung der dorsalen Pericardialwand gebildeten Herzen, das sich aus einem Ventrikel und in der Regel einem hinter dem Ventrikel gelegenen Atrium mit meist nachweisbar ursprünglicher Duplizität zusammensetzt (selten sind zwei Atrien vorhanden), sowie einem dorsalen und einem ventralen, dorsalwärts durch ein Septum begrenzten Blutsinus. Besondere Respirationsorgane fehlen meist. Nur bei *Chaetoderma* findet sich in der Kloake ein Paar doppelfiedriger Ctenidien (Fig. 697); einige *Neomenien* besitzen im Umkreis der Kloake eine Reihe respiratorischer Epithelfalten (Fig. 696).

Die *Neomenien* sind hermaphroditisch, bei *Chaetoderma* herrscht getrenntes Geschlecht. Der Urogenitalapparat (Fig. 695) besteht aus der paarigen, bei *Chaetoderma* unpaaren, dorsal vom Darmkanal gelagerten Genitaldrüse, deren Produkte durch zwei Gänge zunächst in den Pericardialraum (Coelom) gelangen und von hier durch die paarigen, S-förmig ver-

laufenden Nieren (Nephridien) nach außen befördert werden, welche in der Regel mittels eines gemeinschaftlichen Endstückes unterhalb des Darmes in die Kloake münden. Die Nephridien zeigen im Zusammenhange mit ihrer gleichzeitigen Funktion als Genitalgänge besondere Differenzierungen, wie blasige Anhänge, die als Vesicula seminalis fungieren, und im letzten Abschnitt eine drüsige Wandbekleidung. In der Kommunikation der Genitaldrüse mit dem Pericardialraum und in der Ausfuhr der Genitalprodukte durch die Nieren weist der Urogenitalapparat ursprüngliche Verhältnisse auf.

Die Entwicklung ist eine Metamorphose.

Die Solenogastres sind meist kleinere Tiere und gehören durchwegs dem Meere an. Die längeren wurmförmigen Formen vermögen sich spiralig einzurollen.

1. Unterordnung. *Neomenioidea.* Hermaphroditische Solenogastres mit Bauchfurche. Ctenidien fehlen.

Fam. *Lepidomeniidae.* Körper schlank, hinten zugespitzt. Cuticula dünn, ohne Epithelpapillen. Kalkstacheln meist schuppenförmig. *Lepidomenia hystrix* Mar. et Kow. *Ichthyomenia (Ismenia) ichthyodes* Pruv. Mittelmeer. *Dondersia festiva* Hubr. Neapel.

Fam. *Neomeniidae.* Körper kurz, gedrungen, hinten abgestumpft. In der Kloake ein Kreis von Hautkiemen. *Neomenia carinata* Tullb. Nordatlant. (Fig. 696). *N. affinis* Kor. et Dan. Mittelmeer.

Fam. *Proneomeniidae.* Körper langgestreckt, zylindrisch, Vorder- und Hinterende abgerundet. Cuticula dick, mit keulenförmigen Epithelpapillen. Kalkstacheln zahlreich. *Proneomenia sluiteri* Hubr. Nördl. Eismeer (Fig. 693). *Rhopalomenia aglaopheniae* Kow. et Mar. Atl. Oz., Mittelmeer.

2. Unterordnung. *Chaetodermatoidea.* Getrenntgeschlechtliche Formen ohne Bauchfurche. Mit zwei Ctenidien.

Fam. *Chaetodermatidae. Chaetoderma nitidulum* Lov. Nordatlant. (Fig. 697). *C. productum* Wirén. Karasee. Radula mit einem großen Zahn. *Limifossor talpoideus* Heath. Alaska.

II. Klasse. **Conchifera.**

Mollusken mit wohlentwickeltem oder reduziertem Kopfe, mit nur auf dem Rumpfe entwickeltem Mantel, meist mit hohem Eingeweidesack, mit einheitlicher Schalenbildung, mit Visceralschlinge und gesonderten Pallialnerven.

In dieser Gruppe erscheinen nach dem Vorgange Gegenbaurs die *Gastropoda, Solenoconchae, Lamellibranchiata* und *Cephalopoda* vereinigt. Die drei ersten Gruppen stehen einander näher und den *Cephalopoden* schärfer gegenüber; sie wurden deshalb auch als *Prorhipidoglossomorpha* zusammengefaßt (Grobben). Für alle Conchiferen ist die Beschränkung des Mantels auf den Rumpf, die einheitliche Schalenbildung sowie das Verhalten der Visceral- und Pallialnerven charakteristisch. Ihnen gegenüber erweisen sich die *Amphineura* als die ursprünglicheren Formen.

1. Ordnung. **Gastropoda, Schnecken.**[1])

Conchiferen mit wohlausgebildetem Kopfe, mit asymmetrischem Eingeweidesack und einfacher Schale, mit söhligem, zuweilen mit Schwimmlappen versehenem Fuße.

Der vordere als Kopf bezeichnete Abschnitt trägt die Mundöffnung und zwei oder vier Fühler sowie die Augen (Fig. 698). Die Ventralwand des Rumpfes ist zum Fuße ausgebildet; er stellt in der Regel eine breite Kriechsohle *(Protopodium)* dar, die jedoch auch reduziert sein oder vollständig fehlen kann. Auch ist der Fuß zuweilen in Abschnitte geteilt; an ihm entwickelt sich bei den pelagisch lebenden *Heteropoden* eine vordere senkrechte Schwimmflosse *(Pterygopodium)*, bei einer Anzahl von *Opisthobranchiern* ein Paar seitlicher Schwimmlappen *(Parapodien)*. Der Eingeweidesack tritt bei den Gastropoden meist mächtig vor; er ist nach dem oberen Ende allmählich verjüngt, asymmetrisch, in der Regel nach rechts (seltener nach links) entwickelt und spiralig eingerollt. Die Asymmetrie ist Folge einer während des Embryonallebens eintretenden Drehung (Fig. 699) des ursprünglich (wie bei den Amphineuren) am Hinterende in der Mantelhöhle gelagerten sog. pallialen Organkomplexes (Kiemen, After, Genital- und Nierenöffnungen) an der rechten (selten linken) Seite nach vorn. Dadurch kommen der palliale Organkomplex nach vorn, die Organe seiner rechten Seite nach links und umgekehrt jene der linken Seite nach rechts zu liegen. Die sich zugleich ausbildende Asymmetrie führt weiter bei den paarigen

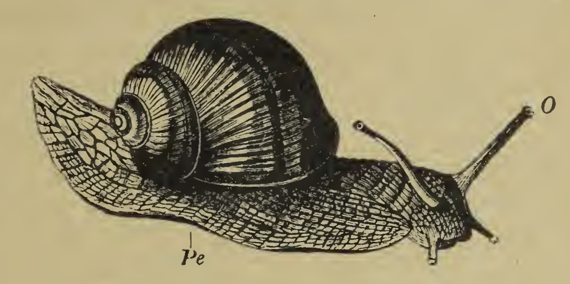


Fig. 698. *Helix pomatia* (nach Férussac). $^2/_3$
O Augen an der Spitze des langen Fühlerpaares, *Pe* Fuß.

---

[1]) Quoy et Gaimard, Voyage de la corvette l'Astrolabe. Mollusques. Paris 1826—1834. H. Troschel, Das Gebiss der Schnecken. Berlin 1856—1893. E. Baudelot, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. Ann. sc. nat. 1863. W. Flemming, Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. mikr. Anat. 1870. P. Schiemenz, Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. Mitth. zool. Stat. Neapel. 1884 u. 1887. O. Bütschli, Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Morph. Jahrb. XII. 1886. C. Grobben, Die Pericardialdrüse der Gastropoden. Arb. zool. Inst. Wien. IX. 1890. Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung bei den Gastropoden. Ebenda. XII. 1899. H. v. Jhering, Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. scient. France et Belg. XXIII. 1891. A. Lang, Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gastropoden. Vierteljahrschr. naturf. Ges. Zürich 1891. L. H. Plate, Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. IX. 1896. Vgl. außerdem die Abhandlungen von Lacaze-Duthiers, Spengel, Pelseneer, Fischer u. Bouvier, Amaudrut, Boutan, Willem, Naef u. a.

Organen des pallialen Komplexes zur Rückbildung der Organe der einen Seite (Fig. 699 *c*) derart, daß bei den rechtsgedrehten Formen der Eingeweidesack zugleich nach rechts spiralig eingerollt liegt und von den paarigen Organen sich jene der ursprünglich (vor der Drehung) rechten Seite erhalten und umgekehrt. Doch gibt es auch Fälle *(Lanistes, Limacina)* einer der Drehung entgegengesetzten spiralen Einrollung, ein Vorkommen, das als Hyperstrophie bezeichnet wird. Bei zahlreichen Gastropoden (*Opisthobranchier* u. a.) ist eine mehr oder weniger weitgehende Rückdrehung des Pallialkomplexes nachweisbar, wodurch derselbe, aber mit Beibehaltung asymmetrischer Ausbildung, wieder an die rechte Seite ge-

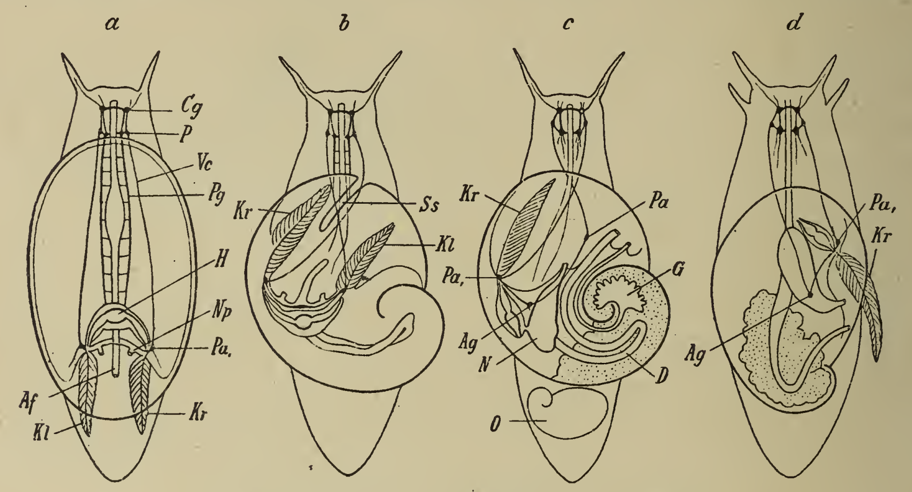


Fig. 699. Schemen von *Gastropoden* (Original).
a Hypothetische Ausgangsform. *b* Streptoneurer (Prosobranchier) mit zwei Kiemen (rhipidoglosser Aspidobranchier). *c* Ctenobranchier Streptoneurer (Prosobranchier). *d* Opisthobranchier Euthyneurer.

Cg Cerebralganglion, *P* Pleuralganglion, *Pg* Pedalganglion, bzw. Pedalstrang, *Vc* Visceralschlinge, *Pa* linkes, *Pa,* rechtes Parietalganglion, *Ag* Abdominalganglion, *Af* Afterpapille, *D* Darm, *G* Genitaldrüse, *H* Herz, *Kr* rechtes, *Kl* linkes Ctenidium, *N* Niere, *Np* Nierenpapille, *O* Operculum (Deckel), *Ss* Mantelschlitz.

langt (Fig. 699 *d*). Vielfach tritt endlich sekundär äußere Symmetrie der Körperausbildung unter Erhaltung der inneren Asymmetrie ein. Mit der Drehung hängen auch die Ausbildung und Lage des Herzens zur Kieme (Prosobranchie) sowie das eigentümliche Verhalten der Visceralschlinge des Nervensystems (Chiastoneurie) zusammen.

Die zwischen der Mantelfalte und dem Rumpfe gelegene Mantelrinne vertieft sich um den pallialen Organkomplex sehr ansehnlich zur Mantelhöhle. Letztere liegt infolge der Drehung vorn oberhalb der Nackengegend und besitzt bei den meisten *Aspidobranchien* in ihrer Decke einen Schlitz (Fig. 699 *b*). In zahlreichen anderen Fällen ist der Rand der Mantelhöhle in ein mehr oder minder langes Halbrohr *(Sipho)* verlängert (Fig. 708).

Der Mantel scheidet eine stets einfache Schale ab, welche die Form des Eingeweidesackes, bezw. des Mantels wiederholt und meist auch Kopf

und Fuß beim Zurückziehen des Tieres vollkommen in sich aufnehmen kann. Es sind die an der Mantelfläche dicht angehäuften Hautdrüsen, welche das Wachstum der Schale bedingen und neue Schalensubstanz (Anwachsstreifen) absondern. Die Schale ist in der Regel eine feste Kalkschale mit einer organischen Grundlage (Conchiolin), die sich aus drei Lagen von aus schiefen Prismen zusammengesetzten Blättern aufbaut. Die oberste Schichte der Schale bleibt oft als zartes Periostracum unverkalkt, während an der Innenfläche zuweilen Perlmutterschichten zur Ablage kommen. Auch Perlbildung kommt bei einigen Gastropoden (*Strombus gigas, Haliotis* u. a.) vor. In manchen Fällen ist die Schale teilweise oder vollständig vom Mantel überwachsen; dann bleibt sie kalkarm und dünn (zahlreiche *Opisthobranchier*). In anderen Fällen wird sie in der Jugend abgeworfen und fehlt dem ausgebildeten Tiere vollständig (viele marine Nacktschnecken), oder sie wird *(Cymbuliidae)* durch



Fig. 702. Schale von *Magilus antiquus* (aus règne animal). ²/₃

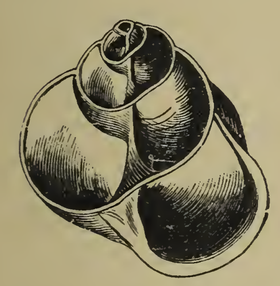


Fig. 700. Schale von *Helix pomatia*, durchschnitten.

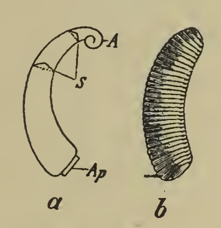


Fig. 701. Schale von *Caecum*.
a noch mit spiraligem Apex *(A)*. *S* Septen, *Ap* Apertur (nach Folin), *b* dekolliert (aus Bronn). ⁷/₁

eine gallertige, unter dem Hautepithel gelegene (sekundäre) Schale ersetzt.

Ihrer Gestalt nach die Form des Eingeweidesackes wiederholend, erscheint die Schale in sehr verschiedener Weise spiral gewunden von einer flachen scheibenförmigen bis zu einer lang ausgezogenen, turmförmig verlängerten Spirale. Im Falle sekundärer Symmetrie ist die Schale napfförmig *(Patella, Fissurella, Siphonaria)*. In seltenen Fällen wächst die Schale später unregelmäßig zu einer langen Röhre aus *(Vermetus, Magilus, Caecum)* (Fig. 702). Da, wo ein Mantelschlitz vorhanden ist, kommt er auch an der Schale als Schalenschlitz und Schlitzband zum Ausdruck (viele *Rhipidoglossa*) (Fig. 715). Bei manchen Formen zieht sich das Tier aus den älteren Windungen der Schale zurück und bildet am Hinterende ein Septum, über welchem die Schalenspitze zuweilen abgestoßen (dekolliert) wird *(Caecum, Rumina [Stenogyra] decollata)* (Fig. 701). Man unterscheidet an der Schale (Fig. 700) den Scheitel oder die Spitze *(Apex)*, ferner die Mündung, welche in die letzte Windung führt und mit ihren beim ausgewachsenen Tiere aufgewulsteten Lippen *(Peristoma)* dem Mantelrande aufliegt. Die Windungen verlaufen in einer meist rechts,

seltener links (*Clausilia, Physa* u. a.) gewundenen Spirale. Die Windung der Schale wird bestimmt, indem man die Schale mit der Spitze nach oben und mit der Apertur dem Beschauer zukehrt; liegt letztere rechts, so ist die Schale rechtsgewunden und umgekehrt. Die Schalenwindungen berühren sich entweder in einer von der Spitze nach der Mündung gerichteten Achse und bilden die sog. Spindel *(Columella)*, oder sie berühren sich in der Achse nicht, so daß ein hohler Kanal entsteht, dessen Öffnung man als Nabel *(Umbo)* benennt. Dieser kann zu einem fast kegelförmigen Raume mit weitem Nabel werden *(Solarium)*. In der Regel legen sich die Windungen auch oben und unten aneinander an; seltener bleiben sie getrennt *(Scalaria)*. Nach der Lage der Spindel unterscheidet man einen Spindelrand oder innere Lippe und einen Außenrand oder äußere Lippe der Apertur. Die Außenlippe erweist sich entweder ganzrandig *(holostom)* oder in den Fällen der Ausbildung eines Siphos am Mantelrande mit einer Ausbuchtung versehen, die sich oft in einem kanalartig ausgehöhlten Fortsatz verlängert *(siphonostom)*. Bei vielen Schnecken kommt zum Gehäuse ein horniger oder kalkiger Deckel *(Operculum)* hinzu, der am hinteren Teile des Fußes aufsitzt und beim Zurückziehen des Tieres die Schalenöffnung verschließt; er zeigt zuweilen Spiralwindungen, welche dann stets entgegengesetzt der Schalenspirale gerichtet sind (Fig. 699 *c*).

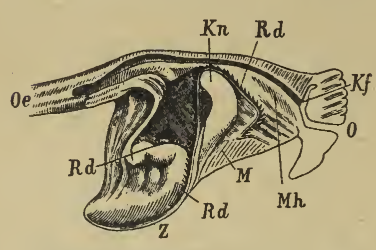


Fig. 703. Längsschnitt durch die Mundmasse von *Helix pomatia* (nach W. Keferstein).

Mh Mundhöhle, *M* Muskeln, *O* Mund, *Rd* Radula, *Kn* Zungenknorpel, *Z* Zungenscheide, *Kf* Kiefer, *Oe* Oesophagus.

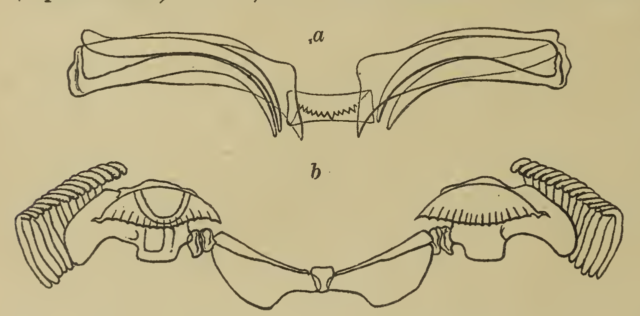


Fig. 704. *a* Ein Glied der taenioglossen Radula von *Pterotrachea lesueuri* (nach Macdonald), *b* der rhipidoglossen Radula von *Neritina fluviatilis* (nach Lovén).

Viele Lungenschnecken sondern vor Eintritt des Winterschlafes ein deckelartiges Kalkgebilde *(Epiphragma)* ab, das im kommenden Frühjahre wieder abgestoßen wird. Die Verbindung des Tieres mit der Schale wird durch einen Muskel vermittelt, welcher wegen seiner Lage an der Spindel *Spindelmuskel* heißt. Er entspringt am Rücken des Fußes und setzt sich am Anfang der letzten Windung an der Spindel fest (Fig. 705).

Die Mantelhöhle enthält die Kiemen (Ctenidien), die bloß bei den ursprünglichsten Gastropoden *(Pleurotomariidae, Fissurellidae, Haliotidae)* noch paarig auftreten (Fig. 713); unter allen anderen Gastropoden ist bei

rechtsgedrehten nur die linksgelegene (morphologisch rechte) Kieme erhalten (Fig. 708); sie kommt bei rückgedrehten Formen *(Opisthobranchia tectibranchiata)* wieder an die rechte Seite zu liegen (Fig. 723). Die Ctenidien besitzen zwei oder nur eine Reihe *(Ctenobranchia)* von Seitenblättern. In zahlreichen Fällen fehlen die Ctenidien; dann fungiert entweder wie bei den Landgastropoden (einige *Streptoneuren,* die *Pulmonaten*) der Mantelraum als eine Art Lunge, indem die Decke an ihrer inneren Fläche ein reiches respiratorisches Blutgefäßnetz entwickelt (Fig. 705) und der Mantelhöhleneingang sich zu einer rundlichen verschließbaren Öffnung verengt; oder es treten an dem Mantel sekundäre Kiemen auf, so in der Mantelrinne bei *Patella,* als äußere, meist gefiederte Anhänge bei den *Nudibranchiaten.* Endlich können besondere Atmungsorgane vollständig fehlen *(Elysia, Phyllirhoë, Clione).* Die *Ampullariiden* besitzen Kiemen- und Lungenatmung zugleich, indem ihre Mantelhöhle in eine rechte Kiemenkammer mit dem Ctenidium und einen als Lunge fungierenden linken Abschnitt geteilt ist.



Fig. 705. Anatomie von *Helix pomatia* (nach Cuvier).
Der Mantel nach rechts umgeschlagen, die Eingeweide auseinandergelegt. *Cg* Cerebralganglion, *Sp* Speicheldrüse, *M* Magen, *D* Darm, *L* Leber, *A* After, *N* Niere, *At* Atrium, *C* Ventrikel des Herzens, *Pl* dorsale Mantelwand (Lunge), *Zd* Zwitterdrüse, *Ed* Eiweißdrüse, *Pr* Prostata, *Ut* Uterus, *Rs* Receptaculum seminis, *Dr* fingerförmige Drüsen, *Ps* Pfeilsack, *P* Penis, *Fl* Flagellum, *Mr* Retractor, *Sk* Spindelmuskel.

Der Darmkanal (Fig. 705) besitzt infolge der Drehung im allgemeinen einen U-förmigen Verlauf, indem der After vorn etwas rechtsseitig in die Mantelhöhle mündet. Bei rückgedrehten Formen erhält der After eine rechtsseitige oder auch hintere Lage. Der Mund liegt vorn am Kopfe, zuweilen an einer vorspringenden Schnauze, bei vielen Gastropoden an einem von der Spitze einstülpbaren oder von der Basis zurückziehbaren Rüssel (Fig. 708). Die von Lippenrändern umgrenzte Mundöffnung führt in die Mundhöhle (Fig. 703), an deren Eingang sich zwei seitliche Kiefer oder eine einfache dorsale sichelförmige Kieferplatte finden. Am Boden der Mundhöhle liegt die Zunge, ein von Knorpeln gestützter muskulöser Wulst,

welcher an seiner Oberfläche die Reibplatte *(Radula)* trägt. Nach hinten setzt sich die Radula in eine schlauchartige Tasche, die Zungenscheide, fort, welche als Bildungsstätte der Radula fungiert. An den Gliedern der Reibplatte unterscheidet man Mittel-, Seiten- und Randzähne (Fig. 704). Größe, Form und Zahl der Radulazähne variieren überaus und liefern für die Systematik gute Charaktere. Zuweilen fehlt die Radula. In die Mundhöhle münden zwei Speicheldrüsen ein. Auf dieselbe folgt der Oesophagus, der häufig eine kropfartige Erweiterung, bei einigen *Opisthobranchiern* an seinem Hinterende einen mit Platten ausgestatteten Kaumagen bildet, dann ein erweiterter, meist blindsackförmiger Magen und auf diesen der in der Regel

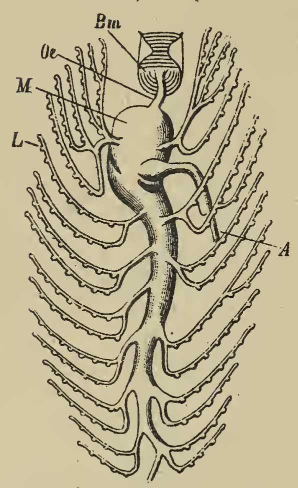


Fig. 706. Darm von *Aeolis papillosa* (nach Hancock).

Bm Buccalmasse, *Oe* Oesophagus, *M* Magendarm, *L* Leberschläuche, welche in die Anhänge des Rückens eintreten, *A* After.

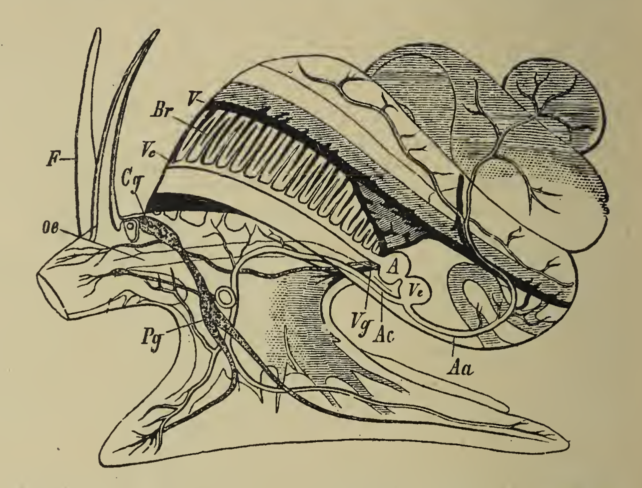


Fig. 707. Nervensystem und Kreislaufsorgane von *Paludina vivipara* (nach Leydig).

F Fühler, *Oe* Oesophagus, *Cg* Cerebralganglion mit dem Auge, *Pg* Pedalganglion mit anliegender Statocyste, *Vg* Visceralganglion, *A* Atrium des Herzens, *Ve* Ventrikel, *Aa* Aorta visceralis, *Ac* Aorta cephalica, *V* Venen, *Vc* Kiemenvene, *Br* Ctenidium.

lange, mehrfach gewundene Dünndarm, dem sich der weite Enddarm anschließt. Von Anhangsdrüsen ist die sehr umfangreiche, vielfach gelappte Leber (Hepatopankreas) zu nennen, welche vornehmlich den oberen Teil des Eingeweidesackes einnimmt und ihr Sekret in den Magen ergießt. Eine eigentümliche Modifikation zeigt die Leber bei den *Aeolididen, Elysiiden,* indem sie in zahlreiche Blindsäcke geteilt ist, welche sich im Körper verästeln (Fig. 706) und auch in die dorsalen Rückenpapillen eintreten können. Bei *Aeolididen* erweitern sich diese Leberendäste in den Rückenpapillen zu Säcken, welche nach außen geöffnet sind und Nesselkapseln enthalten, die von der Cnidariernahrung herrühren. Zahlreiche *Ctenobranchien* besitzen eine große Drüse am Oesophagus (Leiblein sches Organ), manche eine Drüse am Enddarm.

Das Herz liegt, vom Pericardium (Coelom) umschlossen, dorsal und in der Nähe der Atmungsorgane. Es besteht aus einer Kammer und besitzt

in wenigen Fällen noch zwei Vorhöfe (fast alle *Rhipidoglossa)* (Fig. 713); in der Regel ist der asymmmetrischen Entwicklung der Atmungsorgane entsprechend nur ein Vorhof (der morphologisch rechte) vorhanden (Fig. 707). Bei *Rhipidoglossen* liegt die Herzkammer rings um den Enddarm herum. Die Aorta spaltet sich gewöhnlich in zwei Arterienstämme, von denen sich der eine nach vorn in Kopf und Fuß verzweigt, der andere zu den Eingeweiden verläuft. Die Enden der Arterien öffnen sich in Lakunen der primären Leibeshöhle, aus denen das Blut entweder ohne Dazwischentreten von Gefäßen *(Heteropoden, Nudibranchiaten)* oder durch sog. Kiemen-(Lungen-) Arterien nach den Respirationsorganen und von da durch Kiemen-(Lungen-)Venen nach dem Herzen zurückgeführt wird. Ein großer Teil des venösen Blutes passiert längs der Niere vor Eintritt in die Kiemenarterie. Ein Teil des Blutes gelangt direkt, mit Umgehung der Kieme, zum Herzen zurück. Nach der Lage der Respirationsorgane zum Herzen kann man mit Milne-Edwards zwei Typen gegenüberstellen: *Prosobranchia,* deren Vorhof und Kieme infolge der Drehung vor der Herzkammer ihre Lage haben, ihnen schließen sich in diesem Charakter die *Pulmonaten* an; und *Opisthobranchia,* deren Kieme hinter dem Herzen liegt (Fig. 699).

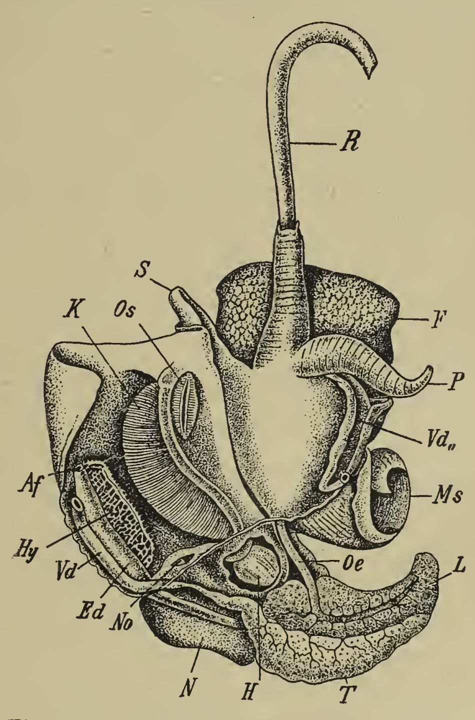


Fig. 708. Anatomie des Männchens von *Pyrula tuba.* Manteldecke nach links umgeschlagen (nach Souleyet).

R Rüssel, vorgestülpt, *F* Fuß, *S* Atemsipho, *K* Ctenidium, *Os* Osphradium, *Hy* Hypobranchialdrüse, *Ms* Spindelmuskel, *Oe* Oesophagus, *L* Leber, *Ed* Enddarm, *Af* After, *N* Niere, *No* Nierenmündung, *H* Herz, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens (quer durchschnitten), *Vd,,* Samenrinne, *P* Penis.

Eine große Blutdrüse (Lymphdrüse) findet sich bei einigen *Opisthobranchien* an der Aorta.

Das Epithel der Pericardialwand bildet bei einigen Gastropoden über den Vorhöfen oder an anderen Stellen drüsige Faltungen *(Pericardialdrüse).*

Einrichtungen, welche Wasser in die Bluträume eintreten lassen sollten, haben sich nicht als diesem Zwecke dienlich erweisen lassen. In neuerer Zeit wurde (so bei *Natica josephinia*) das Vorhandensein besonderer Wasserporen und vom Zirkulationssystem getrennter Wasserräume am Fuße wahrscheinlich gemacht.

Die Niere liegt in der Nähe des Pericards (Fig. 705), mit dem sie durch einen Wimpertrichter in Verbindung steht. Sie ist nur in wenigen

Fällen noch paarig erhalten (meiste *Aspidobranchier*), jedoch in diesem Falle die linksgelegene Niere rudimentär; an letzterer ist in einigen Fällen *(Fissurella, Emarginula)* der Wimpertrichter rückgebildet. Bei allen übrigen Gastropoden ist nur die Niere der linken (morphologisch rechten) Seite erhalten. Die Niere besitzt die Form eines Sackes mit spongiöser, seltener mit glatter, dann häufig in Verästelungen ausgebuchteter Wandung. Ihr Sekret besteht großenteils aus festen Konkrementen. Entweder öffnet sich die Niere an einer Papille oder durch eine verschließbare Spalte oder ver-

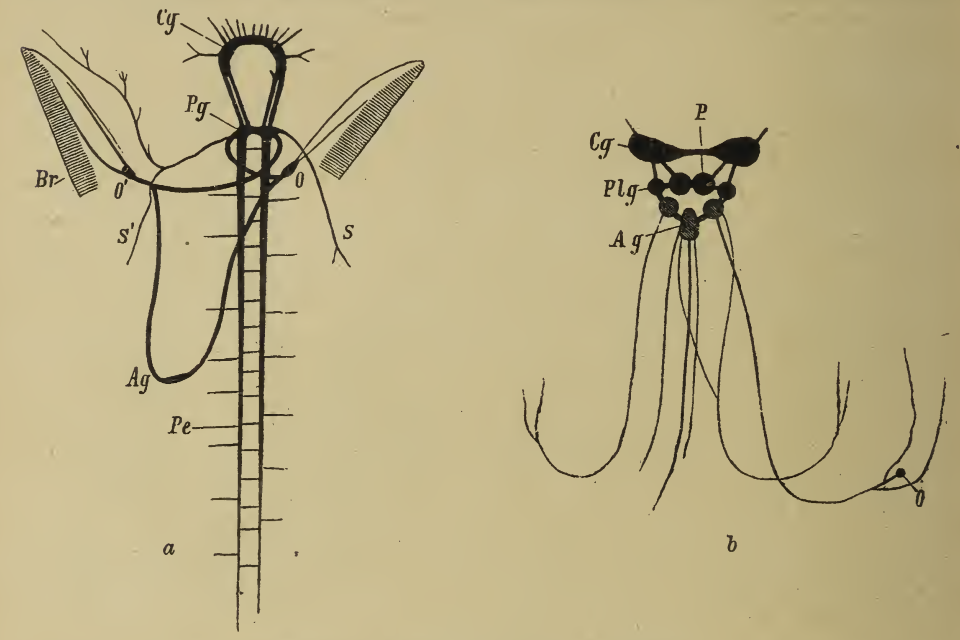


Fig. 709. *a* Nervensystem von *Haliotis*.
Br Ctenidien, *Cg* Cerebralganglion, *Pg* Pleuralganglion, *Ag* Abdominalganglion, *O*, *O'* Osphradien mit den Parietalganglien, *Pe* Pedalstränge, *S*, *S'* Mantelnerven.
a Nervensystem von *Limnaea*.
P Pedalganglion, *Plg* Pleuralganglion, *O* Osphradium (nach Lacaze-Duthiers, schematisch nach Spengel).

mittels eines besonderen, neben dem Mastdarm verlaufenden Ausführungsganges, überall in der Nähe des Afters in die Mantelhöhle.

Von den zahlreichen Drüsen der Haut ist zunächst die weit verbreitet sich findende *Hypobranchialdrüse* oder Schleimdrüse zu nennen (Fig. 708), welche zwischen Kieme und Enddarm gelegen ist und oft eine erstaunliche Menge ihres Sekretes aus der Mantelöffnung zu ergießen vermag. Eine solche ist auch die *Purpurdrüse* einiger Ctenobranchien *(Purpura, Murex)*, deren farbloses Sekret nach den Untersuchungen von Lacaze-Duthiers unter dem Einflusse des Sonnenlichtes rasch eine rote oder violette Farbe gewinnt, welche als echter Purpur wegen ihrer Beständigkeit schon im Altertum geschätzt war. Nicht zu verwechseln mit dem echten Purpur ist der gefärbte Saft, den manche Opisthobranchien, z. B. die *Aplysien*, aus Drüsen ihrer Haut entleeren. Sehr reich an Drüsen erweist sich der Fuß,

welche an einigen Stellen desselben gehäuft auftreten. Eine solche Drüsenmasse stellt die am Vorderrande des Fußes zahlreicher *Streptoneuren* und *Opisthobranchien* auftretende vordere Fußdrüse dar, ferner die bei vielen *Ctenobranchien* auf der Fußsohle mittels eines großen Porus mündende Fußsohlendrüse; endlich kann am Hinterende des Fußes eine derartige Drüsenmasse vorhanden sein (einige *Opisthobranchien, Pulmonaten*). Bei *Phyllirhoë* ist es das Sekret einzelliger Hautdrüsen, welches das Leuchten dieses Tieres bedingt.

Das Nervensystem (Fig. 687, 709) besteht aus einem Paar von Cerebralganglien, Pleuralganglien sowie Pedalganglien, welche durch Kommissuren untereinander verbunden sind. Statt der Pedalganglien treten bei den *Aspidobranchien* und einigen *Ctenobranchien* durch mehrfache Kommissuren untereinander verbundene Pedalstränge auf. Von den Pleuralganglien geht die Visceralschlinge ab, welche jederseits ein sog. Parietalganglion sowie ein drittes hinteres Abdominal- oder Visceralganglion aufweist. Die Visceralschlinge ist bei zahlreichen Gastropoden *(Streptoneura)* infolge der Drehung des Pallialkomplexes achterförmig gedreht, indem der rechte Teil der Visceralschlinge mit dem rechten Parietalganglion (dann Supraintestinalganglion genannt) nach links dorsal über den Darm, der linke Teil mit seinem Parietalganglion (Subtestinalganglion) nach rechts unterhalb des Darmes verzogen erscheint *(Chiastoneurie)*. In einer anderen Gruppe *(Euthyneura)* ist die Visceralschlinge nicht achterförmig gedreht, sondern symmetrisch ventral vom Darm gelagert, wobei gewöhnlich eine starke Verkürzung eintritt, die bis zur Vereinigung aller ihrer Ganglien, denen noch die Pleuralganglien angeschlossen sein können, führt (z. B. *Helix*). Die Cerebralganglien versorgen den Kopf; mit ihnen hängen auch durch eine besondere Kommissur die Buccalganglien zusammen, deren Nerven zum Schlund und Darm treten. Die Pedalganglien innervieren den Fuß, die Pleuralganglien entsenden die Mantelnerven. Die Parietalganglien versorgen die Kieme, die Osphradien, aber auch einen Teil des Mantels, während das Abdominalganglion die übrigen Eingeweidenerven entsendet.

Von Sinnesorganen treten Augen fast allgemein auf. Sie liegen an der Basis, seltener an der Spitze der Kopffühler und sind Napf- oder Blasenaugen (Fig. 110, 113); ihre höchste Ausbildung erlangen sie bei den *Heteropoden,* während sie bei zahlreichen *Opisthobranchien* rudimentär werden. Bei *Oncidium* finden sich außerdem zahlreiche Mantelaugen an den dorsalen Papillen des Körpers; diese Augen besitzen eine zellige Linse und sind vielleicht inverse Blasenaugen. Ebenso finden sich fast stets Statocysten, die meist dem Fußganglion anliegen, doch stets vom Gehirn innerviert werden. Als Tastorgane hat man vor allem die Fühler anzusehen, ferner die oft wulstigen Lippenränder, aber auch tasterartige Verlängerungen, welche sich hin und wieder am Kopfe, Mantel und Fuße finden. Die Fühler sind häufig in doppelter Zahl vorhanden und fehlen nur ausnahmsweise vollständig; sie sind einfache kontraktile Fortsetzungen der Körperwand, zuweilen *(Pul-*

monaten) zurückstülpbar. Überall wohl finden sich eigentümliche Sinneszellen, deren Haarbüschel bei den Wasserschnecken pinselförmig hervorragen. Die hinteren Fühler der Landschnecken besitzen an ihrer Endplatte eine sehr reiche Ausbreitung feiner Sinneszellen und fungieren als Spürorgane. Auch bei den übrigen Gastropoden betrachtet man die Fühler (bei den *Opisthobranchien* die hinteren) als Sitz eines Spürsinnes (Geruchsinnes). Ein weiteres bewimpertes Sinnesorgan (Geruchsorgan), das *Osphradium* (Fig. 94), findet sich bei den meisten im Wasser lebenden Gastropoden in der Mantelhöhle an der Basis oder außen zur Seite der Ctenidien. Es tritt häufig wulstförmig oder geblättert, in Gestalt an ein Ctenidium erinnernd (Fig. 708), auf und wird vom betreffenden Parietalganglion innerviert. Bei Vorhandensein von zwei Ctenidien ist es gleichfalls paarig vorhanden. Geschmacksorgane (Geschmacksknospen) sind in der Mundhöhle einer Anzahl von Gastropoden gefunden.

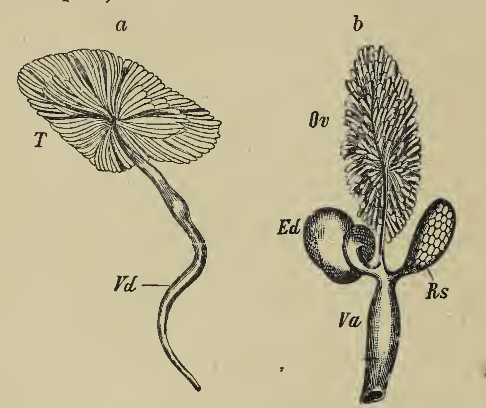


Fig. 710. Geschlechtsorgane eines Heteropoden *(Pterotrachea)* (nach R. Leuckart).
a des Männchens. *T* Hoden, *Vd* Samenleiter. – *b* des Weibchens. *Ov* Ovarium, *Ed* Eiweißdrüse, *Rs* Receptaculum seminis, *Va* Vagina.

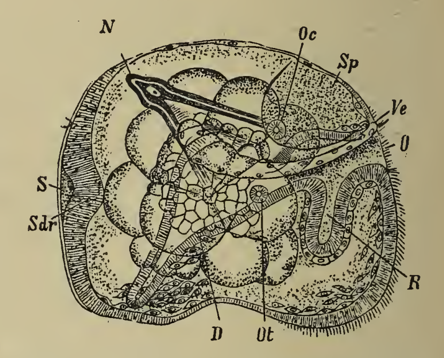


Fig. 711. Embryo von *Planorbis* mit beginnender Asymmetrie (nach C. Rabl).
O Mund, *D* Darm, *R* Radulaanlage, *Sp* Scheitelplatte, *Oc* Auge, *Ot* Statocyste, *Ve* Velum (praeoraler Wimperkranz), *N* Kopfniere, *Sdr* Schalendrüse, *S* Schale.

Unter den Gastropoden sind fast alle *Streptoneura (Aspidobranchia, Ctenobranchia, Heteropoda)* getrennten Geschlechts, die *Euthyneura (Opisthobranchia, Pulmonata)* Zwitter. Unter den getrenntgeschlechtlichen Formen besitzt die Genitaldrüse bei den *Aspidobranchien* (mit Ausnahme der *Neritiden* und *Heliciniden*) keinen besonderen Ausführungsgang und die Genitalprodukte werden durch die rechte Niere ausgeleitet. In den übrigen Fällen ist ein besonderer Ausführungsgang vorhanden, der auf die rechte Niere zurückführbar ist, wofür das Vorkommen eines mittels Wimpertrichters in einen besonderen Abschnitt des Coeloms (Pericardiums) mündenden Verbindungskanales des Ovidukts bei *Neritiden* spricht. Im männlichen Geschlecht schließt sich an den Hoden ein Vas deferens (Fig. 710), manchmal mit Vesicula seminalis an, das in die Mantelhöhle rechts vom Darm mündet. Von da wird der Samen in einer Wimperrinne (Samenrinne) bis an den fast überall vorhandenen Penis geführt, welcher rechterseits von der Genitalöffnung frei vorhängt. Diese Wimperrinne schließt sich in vielen

Fällen zu einem Kanal. Am Ausführungsgang der weiblichen Keimdrüse finden sich zuweilen Receptaculum seminis und Eiweißdrüse; sein verbreitertes Ende fungiert als Vagina. Bei den hermaphroditischen Formen ist eine Zwitterdrüse vorhanden, in welcher Eier und Samenfäden entweder in verschiedenen Follikeln *(Nudibranchien)* oder in demselben Follikel nebeneinander entstehen, wenn auch in der Regel nicht gleichzeitig, indem die männliche Reife des Tieres der weiblichen vorausgeht (Landschnecken). Der Ausführungsgang (Zwittergang) bleibt im ursprünglichsten Falle bis zur Mündung einfach (monauler Typus) (Fig. 165), doch kann durch das Auftreten von zwei Falten in einem Teile eine teilweise Trennung des Lumens vorgebildet sein *(Aplysia);* der Samen wird auch hier mittels einer Flimmerrinne zum Begattungsorgan geleitet. In zahlreichen anderen Fällen teilt sich der Ausführungsgang gegen die Mündung hin in zwei Kanäle, einen männlichen und weiblichen (diauler Typus) (Fig. 166). Die Samenrinne erscheint hier zu einem Kanal geschlossen, welcher den vor der weiblichen Genitalöffnung gelegenen einziehbaren Penis durchsetzt, doch können beide Genitalgänge in einem gemeinsamen Atrium münden *(Pulmonata stylommatophora).* Bei einem dritten Typus (triauler Typus) ist der Genitalgang am Ende in drei Kanäle geteilt, indem sich vom weiblichen Ausführungsgang ein besonderer Begattungsgang abgespalten hat *(Dorididae, Elysia).* Eiweißdrüse und Receptaculum seminis kommen allgemein vor. Bei den *Heliciden* (Fig. 705) trägt die Scheide zwei Büschel von fingerförmigen Drüsenschläuchen sowie einen eigentümlichen Sack, den *Pfeilsack,* welcher ein pfeilförmiges kalkiges Stäbchen in seinem Innern erzeugt. Das letztere, der sog. *Liebespfeil,* tritt bei der Begattung hervor und hat die Bedeutung eines Reizorganes. Am Innenende des Penis mündet ein langer fadenförmiger Drüsenanhang, das Flagellum, der die Hülle zur Bildung der Spermatophoren liefert. Eigentümlich ist das Vorkommen von zweierlei Spermien bei einigen *Streptoneuren* (vgl. pag. 128 und Fig. 77 g, g_1).

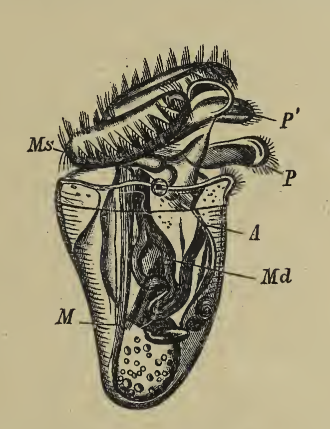


Fig. 712 a. Veligerlarve von *Cavolinia (Hyalaea) tridentata* (nach Fol).

P Mittelfuß, *P'* die beiden Seitenflossen des Fusses (Parapodien), *M* Retractor, *Md* Magendarm, *Ms* Velum, *A* After.

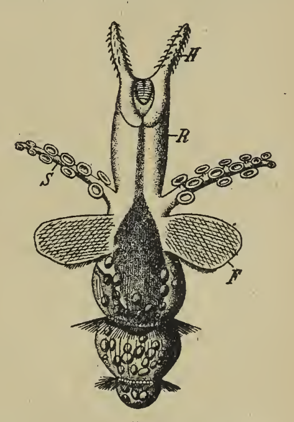


Fig. 712 b. Ältere *Pneumoderma*-Larve mit Wimperkränzen (nach Gegenbaur).

Am vorgestülpten Rüssel *(R)* die entfalteten Saugorgane *(S)* und Hakensäcke *(H)*. *F* Parapodien.

Die Eier werden entweder einzeln *(Patella, Pulmonata stylommatophora),* oder in großer Zahl in einem gallertigen Laich *(Opisthobranchia,*

Heteropoda, Pulmonata basommatophora) oder zu mehreren in festen Kokons *(Ctenobranchia)* abgelegt. In einigen Fällen (*Paludina* u. a.) entwickeln sich die Eier im Ovidukt, der dann als Uterus fungiert.

Die Entwicklung ist entweder direkt *(Pulmonata)* (Fig. 711), meist aber eine Metamorphose. Die Larve, welche im wesentlichen den Trochophoratypus zeigt, erfährt später eine mächtige Entwicklung des Wimperapparates (Velum), der sich zweilappig gestaltet (Fig. 685, 712 *a*), und wird dann als *Veliger* bezeichnet; der Fuß ist zu dieser Zeit noch klein, die Schale bereits vorhanden und in der Regel durch einen Deckel verschließbar. Die Embryonen sind anfänglich symmetrisch, erst später gelangt die Asymmetrie zur Ausbildung. Bei den im ausgebildeten Zustande schalenlosen Formen wird die Schale abgeworfen; in seltenen Fällen *(Clionidae, Pneumodermatidae)* besteht nach Rückbildung des Velums ein zweites Larvenstadium mit drei Wimperkränzen am Rumpfe (Fig. 712 *b*). Die Embryonen der *Landpulmonaten* sind durch eine umfangreiche provisorische Kopf- und Fußblase ausgezeichnet.

Bei weitem die meisten Gastropoden sind Meeresbewohner; im süßen Wasser leben die *Basommatophoren* und einige *Streptoneuren (Paludina, Valvata, Melania, Neritina* etc.), im Brackwasser kommen viele *Littorinen, Cerithien, Melanien* etc. vor. Landbewohner sind die *Heliciniden, Ericiiden* und *stylommatophoren Pulmonaten.* Übrigens sind auch viele Kiemenschnecken imstande, eine Zeitlang im Trockenen auszudauern, indem sie sich in ihre Schale zurückziehen und diese durch den Deckel verschließen. Fast alle bewegen sich kriechend mittels der Fußfläche, einige aber, wie *Strombus,* springen, andere, wie *Oliva* und *Ancilla,* manche *Opisthobranchien,* darunter alle pelagischen Formen, und die *Heteropoden* schwimmen mit Hilfe ihres Fußes. Einzelne Meeresbewohner, wie *Magilus, Vermetus,* sind mit ihren Schalen festgewachsen, wenige leben parasitisch auf oder in Echinodermen *(Stilifer, Gasterosiphon, Entoconcha, Enteroxenos, Thyca* u. a.), oder auch an Muscheltieren (z. B. *Odostomia*).

Ebenso verschieden wie die besondere Art des Aufenthalts und Vorkommens ist die Art der Ernährung. Viele, insbesondere die *siphonostomen Streptoneuren,* sind gefräßige Raubtiere und machen Jagd auf lebende Tiere; einige Kiemenschnecken, wie *Murex, Natica, Purpura,* bohren, wohl mittels eines saueren Sekretes (bei *Natica* einer ventral am Rüssel gelegenen Drüsenscheibe), zu diesem Zwecke die Schalen von Mollusken an, mehrere *(Strombus, Buccinum)* suchen vorzugsweise tote Tiere auf. Fast alle *Pulmonaten* und *holostomen Streptoneuren* sind Pflanzenfresser.

I. Legion. Streptoneura (Prosobranchia).[1]

Gastropoden mit achterförmig gewundener Visceralschlinge, mit nach vorn vom Herzen gelegenen Ctenidien, in der Regel getrenntgeschlechtlich.

---

[1]) Fr. Leydig, Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. II. 1850. H. Lacaze-Duthiers, Mémoire sur le Système nerveux de l'Haliotide. Mémoire sur

Der Kopf trägt nur ein Tentakelpaar. In der vorn und links gelegenen Atemhöhle erhält sich in der Regel infolge der Drehung und Asymmetrie des Eingeweidesackes nur ein (rechtes) Ctenidium an der linken Seite, seltener sind beide Ctenidien erhalten. Das Ctenidium liegt vor dem Herzen. Die Visceralkommissur bildet eine achterförmig gekreuzte Schlinge. Es herrscht in der Regel Getrenntgeschlechtlichkeit. Die Männchen sind schlanker und besitzen, ausgenommen die *Aspidobranchia* und *Ptenoglossa,* einen großen, an der rechten Seite des Vorderkörpers frei vorragenden Penis.

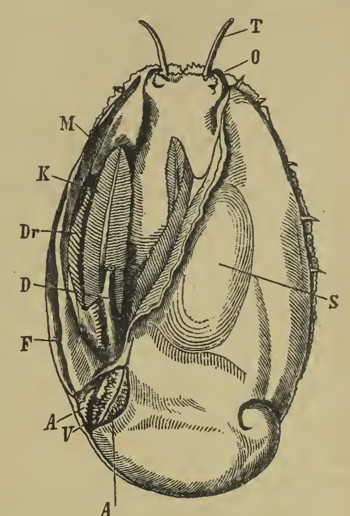


Fig. 713.
Tier von *Haliotis tuberculata.* 1/1
M Die zurückgeschlagenen Mantellappen. In der Kiemenhöhle die beiden Ctenidien *(K)*, der Enddarm *(D)* sowie die Hypobranchialdrüse *(Dr)*; *F* Fuß, *O* Auge, *S* Spindelmuskel, *T* Fühler. Im geöffneten Pericardialraum der den Darm umgebende Ventrikel des Herzens *(V)* sowie die beiden gefransten Atrien *(A)*.

1. Unterordnung. *Aspidobranchia.* Streptoneuren mit an der Spitze freien Ctenidien, welche zwei Reihen von Seitenblättern besitzen (Fig. 713).

Zeigen in der geringeren Konzentration des Nervensystems, in der teilweisen Erhaltung der beiden Nieren, Kiemen und Vorhöfe sowie bei den meisten Formen in der Ausfuhr der Genitalprodukte durch die rechtsgelegene Niere ursprüngliche Verhältnisse. Äußere Begattungsorgane fehlen.

1. Sektion. *Docoglossa.* Radula lang, ihre Zähne balkenartig. Schale schüsselförmig. Deckel fehlt.

Fam. *Acmaeidae.* Ein (linksgelegenes) Ctenidium vorhanden. *Acmaea virginea* Müll. Atl. Oz. Bei *Scurria* Gray außerdem ein Kreis sekundärer Mantelkiemen.

Fam. *Patellidae,* Napfschnecken. Ctenidien fehlen. Ein Kreis blattförmiger sekundärer Mantelkiemen am ganzen Mantelrande. *Patella vulgata* L. Europ. Meere. *P. coerulea* L. Mittelmeer. *P. (Nacella) pellucida* L. Atl. Oz.

---

la Pourpre. Ann. sc. nat. 1859. B. Haller, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. Morph. Jahrb. IX. 1884. Die Morphologie der Prosobranchier. Ebenda. XIV.—XIX. 1888—1893. Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig 1894. J. Carrière, Die Fußdrüsen der Prosobranchier etc. Arch. mikr. Anat. XXI. 1882. L. Boutan, Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. expér. 1886. E. L. Bouvier Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. sc. nat. 1887. R. Perrier, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ebenda. 1889. F. Bernard, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ebenda. 1890. P. Pelseneer, Prosobranches aëriens et Pulmonés branchifères. Arch. Biol. XIV. 1895. M. F. Woodward, The Anatomy of Pleurotomaria Beyrichii. Quart. Journ. micr. sc. XLIV. 1901. W. K. Fisher, The Anatomy of Lottia gigantea Gray. Zool. Jahrb. XX. 1904. A. W. Grabau, Phylogeny of Fusus and its Allies. Smithson. Misc. Coll. Washington. XLIV. 1904. Joh. Müller, Ueber Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin 1852. N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. mikr. Anat. XIII. 1876. W.

2. Sektion. *Rhipidoglossa.* Die Radula in jedem Gliede aus mehreren Mittelzähnen, einem Seitenzahn und einer großen Zahl fächerartig geordneter Marginalzähne bestehend (Fig. 704 *b*). Mantel häufig mit Schlitz, der auch an der Schale als Schlitz und sich anschließendem Schlitzband (Fig. 715) oder als Loch zum Ausdruck kommt. Mit (ausgenommen die *Helicinidae*) doppeltem Vorhofe des Herzens, dessen Kammer um den Enddarm herum liegt. Häufig noch zwei Ctenidien. Oft mit fadenförmigen Anhängen am Fuße.

Fam. *Pleurotomariidae.* Schale kreiselförmig, mit Schlitz, innen mit Perlmutterschichte. Ein horniger Deckel vorhanden. Mit zwei symmetrisch gelagerten Ctenidien. Repräsentieren die ursprünglichsten Gastropoden der heutigen Lebewelt. *Pleurotomaria quoyana* Fisch. u. Bern. Westindien (Fig. 715).

Fam. *Fissurellidae,* Spaltnapfschnecken. Schale symmetrisch, napf- oder mützenförmig, mit einem Schlitze oder Loche am Vorderrande oder einem Loche an der Spitze (Fig. 714). Deckel fehlt. Zwei symmetrische Ctenidien. Fuß sehr groß. *Emarginula elongata* Costa. Schale mit Schlitz am Vorderrande. Mittelmeer. *Fissurella graeca* L.

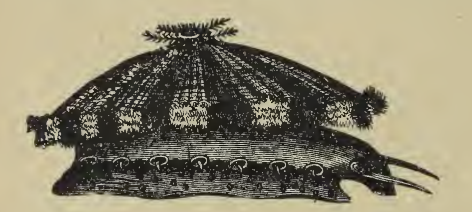


Fig. 714.
Fissurella maxima (aus Bronn). 1/2

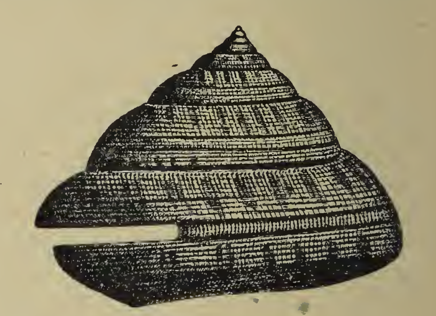


Fig. 715. *Pleurotomaria quoyana* (nach Schmalz). 1/1

Mittelmeer. *F. maxima* Sow. Chile. Schale mit länglichem Loche an der Spitze. Hier schließt sich an *Scissurella crispata* Flem. Atl Oz., Mittelmeer. Mit spiraliger Schale und Schlitz an derselben, mit hornigem Deckel.

Fam. *Haliotidae,* Seeohren. Schale flach, ohrförmig, mit kleiner Spira, innen mit Perlmutterschichte (auch Perlbildung kommt vor), mit einer Reihe von Löchern an der linken Seite. Deckel fehlt. Mit zwei Ctenidien, das rechts gelegene kleiner. Fuß mit seitlicher Franse. *Haliotis tuberculata* L. Mittelmeer (Fig. 713). *H. gigantea* Chemn. Ostasien.

Fam. *Trochidae.* Schale kreisel- oder turmförmig, innen mit Perlmutterlage. Deckel hornig oder kalkig, gewunden. Nur ein Ctenidium. *Trochus niloticus* L. Ind. Oz. *Calliostoma zizyphinum* L. *Gibbula fanulum* Gm. Mittelmeer. Hier schließt sich an *Turbo marmoratus* L. Ind. Oz. *Astralium (Turbo) rugosum* L. *Trochocochlea (Monodonta) turbinata* Born, Mittelmeer.

Patten, The Embryology of Patella. Arb. Zool. Inst. Wien. VI. 1886. W. Salensky, Études sur le développement du Vermet. Arch. Biol. VI. 1887. R. v. Erlanger, Zur Entwicklung der Paludina vivipara. Morph. Jahrb. XVII. 1891. E. G. Conklin, The Embryology of Crepidula. Journ. Morph. XIII. 1897. H. Otto u. C. Tönniges, Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXX. 1906. G. C. Bourne, Contributions to the Morphology of the Group Neritacea etc. I. II. Proc. Zool. Soc. London. 1908, 1911. N. Rosén, Zur Kenntnis der parasitischen Schnecken. Fysiograf. Sällskap. Handl. Lund 1910. Vgl. außerdem die Arbeiten von Adams, Ray Lankester, Dall, Sarasin, Bütschli, Blochmann, Willcox, Houssay, Robert, Randles, Lenssen u. a.

Fam. *Neritidae.* Schale dick, halbkugelig, Spira wenig vortretend. Deckel kalkig. Nur ein Ctenidium. *Nerita polita* L. Ind. Oz. *Neritina fluviatilis* Müll., im Süßwasser, Europa. *N. prevostiana* Partsch. Warme Quellen, Vöslau, Tapolcsa.

Fam. *Helicinidae.* Schale flach kegelförmig bis kugelig. Ctenidium fehlt. Die Atmung erfolgt durch die gefäßreiche Decke der Mantelhöhle. Nur ein Vorhof. Landbewohner. *Helicina neritella* Lm. Westindien.

2. Unterordnung. *Ctenobranchia.* Streptoneuren mit nur einem (dem linksgelegenen) kammförmigen Ctenidium, das bloß eine Reihe von Seitenblättern trägt. Nur die linksgelegene (morphologisch rechte) Niere und Vorhof erhalten. Genitaldrüse mit besonderem Ausführungsgang.

1. Sektion. *Ptenoglossa.* Radula kurz, jedes Glied mit zahlreichen kleinen hakenförmigen Seitenzähnen, ohne Mittelzahn. Ohne Atemsipho. Penis fehlt.

Fam. *Janthinidae.* Schale leicht, ohne Deckel. Fuß klein. Leben pelagisch. Die Tiere vermögen mittels eines aus dem erhärtenden Sekrete der Fußdrüsen unter

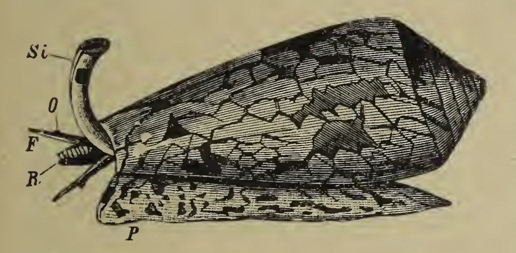


Fig. 716. *Conus textile* (aus règne animal). 1/1
F Fühler, *O* Auge, *P* Fuß, *R* Schnauze, *Si* Sipho.



Fig. 717. *Ampullaria cornu-arietis* (aus règne animal). ca. 2/5

Aufnahme von Luftblasen gebildeten Flosses, an dessen Unterseite auch die Eikapseln angeklebt werden, im Wasser zu schweben. *Janthina fragilis* Lm. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Solariidae,* Perspektivschnecken. Schale kreiselförmig, mit weitem, tiefem Nabel. Mit Deckel. *Solarium perspectivum* L. Ind. Oz.

Fam. *Scalariidae,* Wendeltreppen. Schale turmförmig, mit Deckel. Das Tier sondert einen Purpursaft ab. *Scalaria scalaris* L. (*pretiosa* Lm.). Ind. Oz. *S. communis* Lm. Mittelmeer.

2. Sektion. *Taenioglossa.* Radula in jedem Gliede meist mit sieben Zähnen, einem Mittelzahn und drei Seitenzähnen.

Fam. *Paludinidae,* Flußkiemenschnecken. Schale kegelförmig. Deckel hornig. Penis im rechten Tentakel enthalten. Süßwasserbewohner. *Paludina vivipara* L. Lebendiggebärend. Europa.

Fam. *Hydrobiidae.* Penis entfernt vom rechten Tentakel. *Bythinia tentaculata* L. Im Süßwasser. Europa. *Hydrobia ulvae* Penn. Brackwasserform. Europ. Küsten. *Bythinella* M.-Td. Im Süßwasser, besonders in Quellen. Europa.

Fam. *Ampullariidae.* Tier mit in Lunge und Kiemenhöhle geteilter Atemhöhle. Leben in Flüssen heißer Länder und dauern in eingetrocknetem Schlamme aus. *Ampullaria wernei* Phil. Afrika. *A. cornu-arietis* L. Südamerika (Fig. 717). *Lanistes carinatus* Ol. (*bolteniana* Chemn.). Schale nach links hyperstroph. Nil.

Fam. *Littorinidae.* Schale spiralgewunden, oval, Deckel hornig. Leben an den Meeresküsten, manche im Brack- oder Süßwasser. *Littorina littorea* L. Uferschnecke. Nord- und Ostsee. Hier schließt sich an *Rissoa membranacea* Ad. Europ. Meere.

Fam. *Ericiidae (Cyclostomatidae).* Ohne Ctenidium. Atmen wie die Lungenschnecken durch die gefäßreiche Mantelwand. Landbewohner. *Ericia (Cyclostoma) elegans* Müll. Südl. Europa.

Fam. *Valvatidae*. Mit federförmiger Kieme, welche aus der Mantelhöhle vorgestreckt wird. Hermaphroditen. Im Süßwasser. *Valvata piscinalis* Müll. Europa.

Fam. *Melaniidae*. Schale turmförmig oder konisch, mit dickem dunklen Periostracum und kleiner Mündung. Süßwasserbewohner. *Melania amarula* L. Ostindien. *Melanella holandri* Fér. Südeuropa.

Fam. *Cerithiidae*. Schale turmförmig. Teils Meeresbewohner, teils Brack- und Süßwasserbewohner. *Cerithium vulgatum* Brug. Atl. Oz., Mittelmeer. *Potamides fluviatilis* Pot. Mich. Ostindien.

Fam. *Eulimidae*. Schale porzellanartig-weiß, turmförmig, mit zahlreichen Windungen. Rüssel sehr lang. Radula fehlt. Wenige sind Parasiten. *Eulima polita* L. Europ. Meere. Hier schließt sich an *Odostomia rissoides* Hanl. Parasitisch an Mytilus edulis. Nordsee.

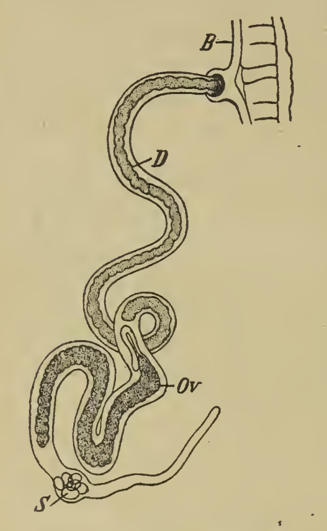


Fig. 718. *Entoconcha mirabilis* (nach Joh. Müller). 3/1
B Blutgefäß von Labidoplax, an dem Entoconcha befestigt ist. *D* Darm, *Ov* Ovarium, *S* Hoden.

Fam. *Stiliferidae*. Ein vom Kopfe ausgehender Scheinmantel umgibt den ganzen Körper. Fuß reduziert. Rüssel sehr lang. Radula fehlt. Leben parasitisch. *Stilifer astericola* Brod. Parasitisch auf Seesternen. Ind. Oz. *Gasterosiphon deimatis* Khlr. et Vaney. Ohne Schale. Hermaphroditisch. In der Holothurie Deima blakei. Ind. Oz.

Fam. *Entoconchidae*. In Echinodermen entoparasitisch lebende Schnecken von schlauchförmigem Körper (Fig. 718). Mit reduziertem, von einem Scheinmantel umschlossenem Eingeweidesack. Darm rudimentär. *Entocolax ludwigi* Voigt, in Myriotrochus rinki. Behringsmeer. *Entoconcha mirabilis* J. Müll. (Fig. 718). In Labidoplax (Synapta) digitata. Mittelmeer. *Enteroxenos östergreni* Bonnevie. Hermaphroditisch. In Stichopus tremulus. Westküste von Norwegen.

Fam. *Turritellidae*, Turmschnecken. Schale lang, turmförmig zugespitzt. *Turritella terebra* L. *(communis* Risso). Europ. Meere.

Fam. *Vermetidae*, Wurmschnecken. Schale in der Jugend spiral, später mit aufgelösten Windungen. *Vermetus lumbricalis* L. Ind. Oz. *V. gigas* Biv. Mittelmeer. *Siliquaria anguina* L. Schale der ganzen Länge nach mit einem Schlitze. Ind. Oz. Hier schließt sich an *Caecum trachea* Mont. Schale eine langgestreckte, geringelte, am oberen Ende durch ein Septum geschlossene Röhre, der spirale Anfangsteil abgeworfen. Atl. Oz., Mittelmeer (Fig. 701).

Fam. *Capulidae*. Schale mützenförmig. *Capulus hungaricus* L. *Calyptraea sinensis* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *Thyca ectoconcha* Sarasin. Mit langem Rüssel. Radula fehlt; parasitisch auf Linckia multiforis. Ceylon.

Fam. *Naticidae*. Schale mit kleiner Spira, halbkugelig, mit verdickter Columella. Fuß sehr groß, oft die Schale ganz bedeckend. Wühlen im Sand. Bohren Muscheln an. *Natica millepunctata* Lm., *N. josephinia* Risso, Mittelmeer. *N. canrena* L. Ind. Oz. *Sigaretus haliotideus* L. Atl. Oz. *Lamellaria perspicua* L. Schale zart, im Mantel eingeschlossen. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Cypraeidae*, Porzellanschnecken. Schale eiförmig, eingerollt, sämtliche Windungen umhüllt, mit langer schmaler Mündung. Deckel fehlt. *Ovula ovum* L., *Cypraea tigris* Lm. *C. moneta* L. Kauri. Ind. Oz. *C. (Trivia) europaea* Mont. Mittelmeer.

Fam. *Strombidae*, Flügelschnecken. Schale mit spitzem Gewinde. Außenlippe ausgebreitet. Deckel klauenförmig. Fuß in zwei Teile gesondert, der hintere Teil trägt den Deckel, der vordere mit verkürzter Fußsohle dient zum Sprunge. *Strombus pugilis* L., *S. gigas* L. Westindien. Letzterer liefert Perlen. *Pteroceras lambis* L. Ind. Oz.

Rostellaria Lm Nahe verwandt *Chenopus (Aporrhais) pes-pelecani* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Cassidae.* Schale bauchig, Mündung eng und lang. Außenlippe mit gefaltetem Wulste, Deckel klein oder fehlend. *Cassis cornuta* L. Ind. Oz. *Cassidaria echinophora* L. Mittelmeer.

Fam. *Doliidae.* Schale bauchig, dünnwandig, Mündung weit. Deckel fehlt. Das Sekret der umfangreichen Speicheldrüsen enthält freie Schwefelsäure. *Dolium galea* L. Mittelmeer.

Fam. *Tritonidae,* Tritonshörner. Schale ei- bis spindelförmig, mit langen äußeren Wülsten. *Triton tritonis* L. Ind. Oz. *Ranella* Lm.

3. Sektion. *Rhachiglossa.* Zunge lang und schmal, Radula mit höchstens drei Platten in jedem Gliede, einem Mittelzahn und einem Seitenzahn jederseits, der aber auch fehlen kann *(Volutidae).* Sind marine Raubschnecken.

Fam. *Fasciolariidae.* Schale spindelförmig, Mündung mit geradem Kanale. Spindelrand vorn mit Falten. *Fasciolaria tulipa* L. Westindien. *Fusus syraçusanus* L. Mittelmeer. Hier schließen sich an *Turbinella pyrum* L. Ind. Oz. *Pyrula (Hemifusus) tuba* Gm. China.

Fam. *Buccinidae.* Schale vorn mit kurzem Ausschnitt. *Buccinum undatum* L. Wellhorn. *Nassa reticulata* L. Europ. Meere. Hier schließt sich an *Columbella mercatoria* L. Atl. Oz.

Fam. *Muricidae.* Schale mit geradem kurzen oder sehr langen Kanal, Außenlippe der Mündung mit einem Umschlage oder Wulste. *Murex brandaris* L. Mittelmeer. *M. trunculus* L. Mittelmeer, Atl. Oz. Beide im Altertum zur Purpurfärberei verwendet. *M. tenuispina* Lm. Ind. Oz. *M. erinaceus* L. Den Austernbänken schädlich. Europ. Meere. *Purpura lapillus* L. Purpurschnecke, Atl. Oz. Hier schließt sich an *Magilus antiquus* Montf. Schale in der Jugend spiralig, später die Mündung in eine gekielte Röhre ausgezogen, während der hintere Teil der Schale mit Kalkmasse erfüllt wird. Lebt in Korallen. Rotes Meer (Fig. 702).

Fam. *Mitridae.* Mit glatter, spindelförmiger Schale und hoher Spira. Mit kleiner Apertur und Spindelfalten. *Mitra episcopalis* Lm. *M. papalis* L. Ind. Oz.

Fam. *Volutidae,* Faltenschnecken. Schale dick, mit kurzer Spira und schrägen Falten auf der Spindel. Radula nur mit Mittelzahn. *Voluta vespertilio* L. Ind. Oz. *Cymbium proboscidale* Lm. Westafrika.

Fam. *Olividae.* Schale länglich-eiförmig, mit kurzer Spira. Mündung schmal mit scharfer Außenlippe. Fuß groß. *Oliva ispidula* L. Ind. Oz. Hier schließt sich an *Harpa ventricosa* Lm. Ind. Oz. *Ancilla* Lm.

4. Sektion. *Toxoglossa.* Radula ohne Mittelzähne, mit zwei Reihen langer hohler Zähne, welche aus dem Munde pfeilartig vorgestreckt werden können.

Fam. *Pleurotomidae.* Schale spindelförmig. Außenlippe mit einem Einschnitt. *Pleurotoma babylonia* L. Ind. Oz.

Fam. *Terebridae,* Schraubenschnecken. Schale hoch, turmförmig spitz; Windungen zahlreich, Außenlippe scharf. *Terebra maculata* L. Südsee.

Fam. *Conidae,* Kegelschnecken. Schale kegelförmig, mit hoher letzter Windung. Mündung schmal, Außenlippe scharf. *Conus marmoreus* L., *C. textile* L., goldenes Netz, Ind. Oz. (Fig. 716). *C. mediterraneus* Brug. Mittelmeer.

3. Unterordnung. *Heteropoda,* Kielfüßer.[1]) Pelagische Streptoneuren mit senkrechter Fußflosse (Pterygopodium), großem schnauzenförmigen Kopfe und meist reduziertem Eingeweidesack. Schale leicht oder fehlend.

---

[1]) Souleyet, Hétéropodes. Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette La Bonite etc. II. Paris 1862. R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. Heft III. Giessen 1854. C. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1854. H. Fol, Sur le développement

Der Körper der Heteropoden (Fig. 719) ist durchsichtig, meist gestreckt zylindrisch und besitzt einen rüsselförmig vorragenden Kopf, welcher meist Fühler trägt und eine kräftig bewaffnete, vorstülpbare Zunge mit taenioglosser Radula in sich einschließt (Fig. 704 *a*). Die Haupteigentümlichkeit beruht auf der Bildung des Fußes, an welchem die Fußsohle zu einem saugnapfartigen Gebilde reduziert ist, während sich am Fußstamme ein vorderer flossenförmiger Schwimmlappen *(Pterygopodium)* entwickelt hat, meist aber der ganze Fußstamm zu einer Flosse umgewandelt ist. Der

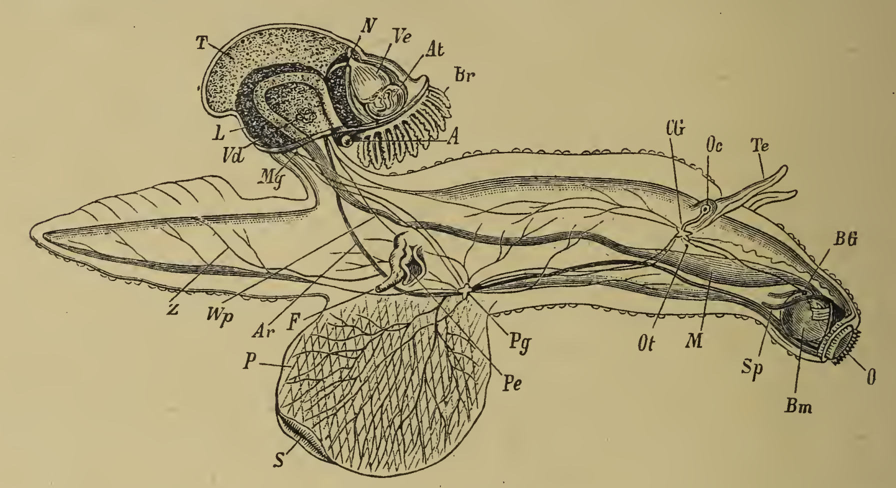


Fig. 719. Männchen von *Carinaria lamarcki (mediterranea)*, die Schale vom Eingeweidesack entfernt (nach Souleyet, Gegenbaur u. Keferstein). $^1/_1$

P Fuß (Pterygopodium), *S* Fußsohle (Saugnapf), *O* Mund, *Bm* Buccalmasse, *M* Darm, *Sp* Speicheldrüsen, *L* Leber, *A* After, *CG* Cerebropleuralganglion, *Te* Tentakeln, *Oc* Auge, *Ot* Statocyste, *BG* Buccalganglion, *Pg* Pedalganglion, *Mg* Mantelganglion, *N* Niere, *Br* Kieme, *At* Atrium, *Ve* Ventrikel, *Ar* Körperarterie, *Z* ihr hinterer Ast, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *Wp* Wimperrinne, *Pe* Penis, *F* Drüsenanhang.

Deckelträger des Fußes erscheint bedeutend gestreckt, weit nach hinten gerückt und bildet die schwanzartige Fortsetzung des Rumpfes (Fig. 719). Der Eingeweidesack ist entweder spiral gewunden, umfangreich und von einer großen Schale (mit Deckel) eingeschlossen *(Atlantidae)*, in die sich das Tier ganz zurückziehen kann, oder ist klein und bildet einen sackartig an der Grenze des hinteren Fußabschnittes vortretenden Anhang, der von einer hutförmigen Schale bedeckt wird *(Carinaria)*, oder verkümmert zu einem kaum vorspringenden sog. Eingeweidenucleus, welcher, vorn von einer metallglänzenden Haut überzogen, der Schale vollkommen entbehrt *(Pterotrachea)*.

---

des Hétéropodes. Arch. Zool. expér. V. 1876. C. Grobben, Zur Morphologie des Fußes der Heteropoden. Arb. zool. Inst. Wien 1888. J. J. Tesch, Die Heteropoden der Siboga-Expedition. Leiden 1906. Das Nervensystem der Heteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. CV. 1913. E. Reupsch, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden. Ebenda CII. 1912. A. Gerwerzhagen, Zur Organisation der Heteropoden. Sitzgsb. Akad. d. Wiss. Heidelberg. 1914.

Am Zentralnervensystem sind Cerebral- und Pleuralganglien zu einem Cerebropleuralganglion vereinigt. Die Sinnesorgane des Kopfes erlangen die höchste Entwicklung unter den Gastropoden. Die zwei großen Augen liegen neben den Fühlern in besonderen Kapseln, in denen sie durch mehrere Muskeln bewegt werden. Auch die Statocyste ist hochentwickelt (Fig. 102). Das Osphradium stellt eine bewimperte Sinnesgrube vor (Fig. 94). Die Männchen unterscheiden sich von den Weibchen durch ein an der rechten Körperseite frei hervorragendes Kopulationsorgan, wozu noch der Ausfall des Saugnapfes des Fußes beim Weibchen von *Pterotrachea* hinzukommt. Samenleiter sowohl als Eileiter münden rechterseits, der erstere in weiter Entfernung vom Begattungsorgan, zu welchem das Sperma von der Geschlechtsöffnung aus durch eine Wimperrinne hingeleitet wird. Das Begattungsorgan besteht aus dem Penis mit der Fortsetzung der Wimperrinne und aus einem Drüsenanhange, dessen Ende eine längliche Drüse einschließt. Der Eileiter weist eine große Eiweißdrüse und eine Samentasche auf, während sein erweitertes Ende als Scheide fungiert (Fig. 710).

Die Heteropoden sind pelagische Taenioglossen (von *Strombiden* abzuleiten), die oft scharenweise in den wärmeren Meeren auftreten. Sie bewegen sich ziemlich schwerfällig mit nach oben gekehrter Bauchfläche durch Hin- und Herschlagen des gesamten Körpers und der Flosse. Alle ernähren sich vom Raube. Beim Hervorstrecken der Zunge klappen sich die Seitenzähne zangenähnlich auseinander und werden bei dem Einziehen der Zunge wieder zusammengeschlagen. Mittels dieser Greifbewegung werden kleine Seetiere erfaßt.

Fam. *Atlantidae.* Tier mit großem spiraligen, von einer scheibenförmigen Schale bedecktem Eingeweidesack. Am Fuße das Pterygopodium gut abgesetzt. *Oxygyrus keraudreni* Rang. Atl., Ind. Oz., Mittelmeer. *Atlanta peroni* Lsr. In allen wärmeren Meeren.

Fam. *Pterotracheidae.* Körper langgestreckt, zylindrisch, mit kleinem Eingeweidesack. Auch der Fußstamm flossenförmig. *Carinaria lamarcki* Pér. Lsr. *(mediterranea* Pér. Lsr.). Mit kleiner Schale (Fig. 719). *Pterotrachea coronata* Forsk. *P. mutica* Lsr. *Firoloida demarestia* Lsr. Alle drei ohne Schale. Mittelmeer.

II. Legion. Euthyneura.[1])

Gastropoden mit in der Regel symmetrisch gelagerter Visceralschlinge, hermaphroditisch.

---

[1]) J. Alder and Hancock, A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca. London 1855. Suppl. v. C. Eliot. 1910. H. Müller und C. Gegenbaur, Ueber Phyllirhoë bucephalum. Zeitschr. f. wiss. Zool. IV. 1854. S. Trinchese, Per la fauna marittima italiana. Aeolididae e famiglie affini. Atti Accad. Linc. Roma 1883. A. Vayssière, Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques opisthobranches du Golfe de Marseille. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille. 1885—1903. P. Pelseneer, Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. Acad. Belgique 1894. R. Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVI. 1893. L. Böhmig, Zur feineren Anatomie von Rhodope Veranii. Ebenda. 1893. A. Kowalevsky, Études anatomiques sur le genre Pseudovermis. Mém. Acad.

Die Euthyneuren zeichnen sich gewöhnlich durch den Besitz von vier Kopffühlern sowie die symmetrisch gelagerte, meist sehr verkürzte Visceralschlinge aus, die nur bei wenigen Formen *(Bullidae, Aplysia)* noch lang, bei *Actaeon* unter den Opisthobranchiern und bei *Chilina* unter den *Pulmonaten* gleichwie bei Streptoneuren achterförmig gedreht ist. Alle Euthyneuren sind Hermaphroditen.

1. Unterordnung. *Opisthobranchia.* Marine Euthyneuren, deren Ctenidium in der Regel hinter dem Herzen liegt.



Fig. 720. *Acera bullata* (Original). 1/1

Die Opisthobranchier zeigen mit Ausnahme von *Actaeon* einen mehr oder minder rückgedrehten, meist verkleinerten und äußerlich symmetrischen Eingeweidesack sowie eine schwache Schale. Letztere fehlt häufig ganz. Der Fuß ist söhlig; zuweilen treten paarige Schwimmlappen (Parapodien) auf, wobei dann die Fußsohle fehlen kann. Rechtes Ctenidium und After sowie Nierenöffnung liegen zufolge der Rückdrehung rechtsseitig und das Ctenidium hinter dem Herzen. Zuweilen *(Dorididae)* gelangen After und Herz sogar in die Mittellinie nach hinten. Das Ctenidium fehlt häufig und wird durch sekundäre Kiemen substituiert. Radula meist reich an Zähnen.

Unter die Opisthobranchier erscheinen hier auch die früher als besondere Gruppe *Pteropoda* getrennten Formen nach dem Vorgange von Boas und Pelseneer aufgenommen.

1. Sektion. *Tectibranchiata.* Opisthobranchier mit Ctenidium, das nur ausnahmsweise fehlt, meist mit Schale.

1. Tribus. *Bulloidea.* Mit äußerer oder innerer Schale. Ctenidium in der Mantelhöhle eingeschlossen. Kopf dorsal mit einem Schilde, in welchem die Tentakel einbezogen sind. Zuweilen Schwimmlappen am Fuße.

Fam. *Actaeonidae.* Mit großer Schale und mit Deckel. Visceralschlinge chiastoneur. Ctenidium vor dem Herzen gelegen. Sind die primitivsten Opisthobranchier. *Actaeon tornatilis* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Bullidae.* Mit dünner eingerollter Schale. Seitenlappen des Fußes wohlentwickelt. *Bulla ampulla* L. Atl. Oz. *Haminea hydatis* L. *Acera bullata* Müll. Atl. Oz., Mittelmeer (Fig. 720).

Fam. *Philinidae.* Schale innerlich. *Philine aperta* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *Gastropteron meckeli* Kosse. Schale reduziert und zart. Mit großen flossenförmigen Parapodien. Mittelmeer.

St. Pétersbourg. 1901. Rang et Souleyet, Histoire naturelle des Mollusques Ptéropodes. Paris 1852. C. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1854. H. Fol, Sur le développement des Ptéropodes. Arch. de Zool. expér. IV. 1875. J. E. V. Boas, Spolia Atlantica. Vidensk. Selsk. Skrift. Kopenhagen 1886. P. Pelseneer, Report on the Pteropoda. Rep. Voyage of H. M. S. Challenger. XXIII. 1888. C. Kwietniewski, Contribuzioni alla conoscenza anatomo-zoologica degli Pteropodi gimnosomi del Mare mediterraneo. Ricerche Lab. Anat. Roma 1903. J. Meisenheimer, Pteropoda. Wiss. Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exp. IX. 1905. J. J. Tesch, Pteropoda. Tierr. 36. 1913. Vgl. ferner die Schriften von Krohn, Mazzarelli, Guiart, Bergh, Carazzi u. a.

Fam. *Oxynoidae.* Mit äußerer Schale. Fuß lang, Parapodien von der Fußsohle getrennt entspringend. *Oxynoë olivacea* Raf. (*Lophocercus sieboldi* Krohn). *Lobiger serradifalci* Calc. (*philippii* Krohn). Parapodien in zwei Flügel geteilt. Mittelmeer.

Fam. *Limacinidae.* Kopf undeutlich gesondert. Mit spiraliger, nach links hyperstropher Schale und mit Deckel. Mantelhöhle dorsal, ohne Ctenidium. Parapodien groß, Fußsohle fehlt. Pelagisch lebend. *Limacina helicina* Phipps (*arctica* F.). Arkt. u. Antarkt. Meere. *L. (Spirialis) bulimoides* Orb. Alle wärmeren Meere.

Fam. *Cymbuliidae.* Kopf undeutlich gesondert. Mit symmetrischem Eingeweidesack und sekundärer gallertiger Schale. Ohne Ctenidium. Parapodien groß, Fußsohle fehlt. Leben pelagisch. *Cymbulia peroni* Blainv. Sekundäre Schale pantoffelförmig. *Tiedemannia neapolitana* Chiaje. Mittelmeer.

Fam. *Cavoliniidae.* Kopf undeutlich gesondert. Mit symmetrischem, geradgestrecktem, rückgedrehtem Eingeweidesack, Mantelhöhle daher ventral und hinten. Kieme fehlt meist. Schale zart. Parapodien groß. Fußsohle fehlt. Leben pelagisch in den wärmeren Meeren. *Cavolinia (Hyalaea) tridentata* Forsk. Mit hufeisenförmiger Kieme. *Clio (Cleodora) pyramidata* L. *Creseis acicula* Rang. (Fig. 721). Kosmopolit.

Fig. 721. *Creseis acicula*, Dorsalansicht (nach Gegenbaur). ca. $^{15}/_{1}$

Der hintere Teil weggelassen. *Fl* Parapodien, *P* Mittellappen des Fußes, *F* Fühler, *Gg* Gehirnganglion, *Mn* Mantelnerv, *Ws* sog. Wimperschild, *O* Mund, *Oes* Oesophagus, *M* Magen, *Bl* Blindsack des Magens, *A* After, *N* Niere, *Oe* Mündung derselben in die Mantelhöhle, *At* Atrium, *Ve* Ventrikel, *G* Geschlechtsdrüse, *R* Retractor.

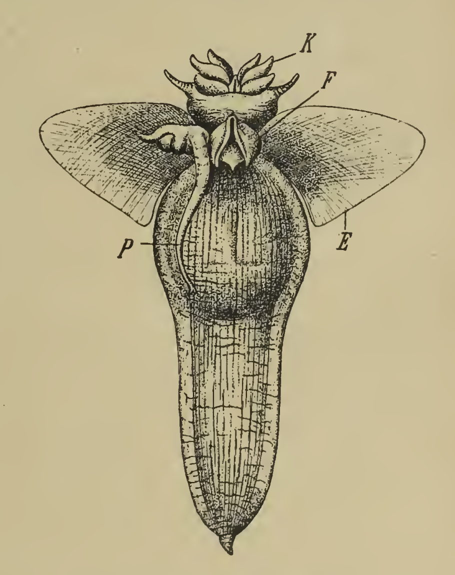


Fig. 722. *Clione limacina*, Ventralansicht. $^{2}/_{1}$

K Buccalkegel, *F* Kriechsohle des Fußes, *E* Parapodien, *P* Penis (nach Boas).

2. Tribus. *Aplysioidea.* Schale stets reduziert oder fehlend. Tentakel wohl ausgebildet. Am Fuß entspringen die Parapodien getrennt ober der Fußsohle.

Fam. *Aplysiida,* Seehasen. Mit innerer verkümmerter Schale. Fühler ohrförmig. Fuß mit großen, über den Eingeweidesack geschlagenen Seitenteilen (Parapodien). *Aplysia depilans* L. Schale nicht vollständig eingeschlossen. Mittelmeer.

Fam. *Pneumodermatidae.* Mit symmetrisch entwickeltem geraden Eingeweidesack, ohne Mantelfalte und Schale. Fußsohle klein, Parapodien groß. Am Rüssel Saug-

näpfe. In der Mundhöhle vorstülpbare Hakensäcke (Fig. 712 *b*). Zuweilen mit zipfelförmigem, rechtsseitigem Ctenidium und sekundären Mantelkiemen am Hinterende. Leben pelagisch. *Pneumodermopsis (Dexiobranchaea) ciliata* Gegnb. Atl. Oz., Mittelmeer. *Pneumoderma violaceum* Orb. Atl. Oz.

Fam. *Clionidae.* Mit symmetrisch entwickeltem Eingeweidesack, ohne Mantelfalte und Schale. Fußsohle klein, Parapodien groß. Mit kegelförmigen drüsigen Buccalanhängen (Cephaloconen). Kieme fehlt. Leben pelagisch. *Clione limacina* Phipps (*Clio borealis* Pall.). Bildet mit Limacina helicina die Hauptnahrung der Wale. Arkt. u. antarkt. Meere (Fig. 722).

3. Tribus. *Pleurobranchoidea.* Am Kopfe zwei Tentakelpaare. Fuß ohne Parapodien. Kiemenhöhle nicht vertieft, das Ctenidium rechterseits in der Mantelrinne.

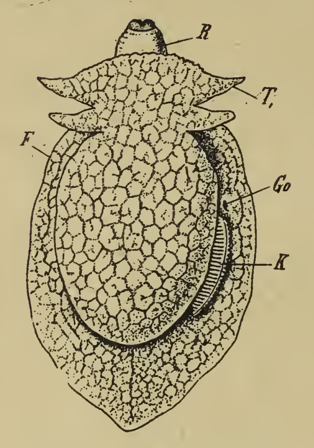


Fig. 723. *Pleurobranchaea meckeli* (nach Pelseneer).
R vorgestülpter Rüssel, *T*, vordere Fühler, *F* Fuß, *K* Ctenidium, *Go* Genitalöffnung. ca. $^{3}/_{5}$

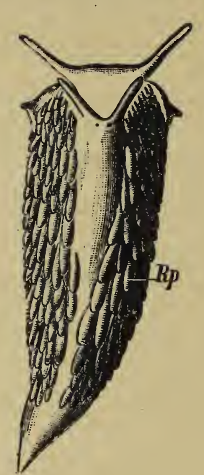


Fig. 724. *Aeolis papillosa* (aus Bronn).
Rp Rückenpapillen. $^{1}/_{1}$



Fig. 725. *Acanthodoris pilosa* (aus Bronn). $^{2}/_{1}$
Br Kiemen, *A* After, *F* hintere Fühler.

Fam. *Umbrellidae.* Mit äußerer schildförmiger Schale. *Umbrella mediterranea* Lm. Mittelmeer.

Fam. *Pleurobranchidae.* Schale eine innere und zarte oder fehlend. *Pleurobranchus aurantiacus* Risso. *Pleurobranchaea meckeli* Blainv. Ohne Schale. Mittelmeer (Fig. 723).

2. Sektion. *Nudibranchiata.* Opisthobranchier ohne Schale und ohne Ctenidium.

1. Tribus. *Tritonoidea.* Meist mit zwei Reihen dorsaler verästelter respiratorischer Anhänge.

Fam. *Tritoniidae.* Die vorderen Fühler ein Stirnsegel bildend. *Tritonia hombergi* Cuv. Hier schließt sich an *Tethys leporina* L. Radula fehlt. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Phyllirhoidae.* Körper seitlich kompreß, Fußsohle als Rudiment vorhanden. Vordere Tentakel und Rückenanhänge fehlen. Leben pelagisch. *Phyllirhoë bucephalum* P. Lsr. Mittelmeer, Atl. Oz.

2. Tribus. *Doridoidea.* After median nahe am Hinterende des Rückens, von verästelten respiratorischen Anhängen umgeben (Fig. 725). Im Mantel Kalkspikula.

Fam. *Polyceratidae.* Kiemen nicht retraktil. *Polycera quadrilineata* Müll. Atl. Oz., Mittelmeer. *Goniodoris nodosa* Mont. Nordatlant. *Acanthodoris pilosa* Müll. Atl. Oz. (Fig. 725).

Fam. *Dorididae.* Kiemen retraktil. *Doris (Archidoris) tuberculata* L. *Chromodoris elegans* Cantr. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließt sich an *Doridopsis limbata* Cuv. Radula fehlt. Europ. Meere.

Fam. *Phyllidiidae.* Zahlreiche Kiemenblätter im Umkreise des Körpers zwischen Mantel und Fuß. Radula fehlt. *Phyllidia varicosa* Lm. Ind. Oz.

3. Tribus. *Aeolidoidea.* Mit zahlreichen nicht verästelten Fortsätzen, in welche Ausläufer der Leber eintreten.

Fam. *Aeolididae.* Mit dorsalen keulenförmigen Fortsätzen, an deren Ende in einem Sacke Nesselkapseln sich finden, die von der Cnidarier-Nahrung herrühren. Radula mit einem oder drei Zähnen in einem Gliede. *Aeolis papillosa* L. Nordatlant. (Fig. 724). Hier schließt sich an *Glaucus atlanticus* Forst. Lebt auf flottierenden Algen pelagisch. Atl. Oz., Mittelmeer. *Doto coronata* Gm. Rückenfortsätze bauchig, ohne Nesselkapseln, nur in zwei Reihen. Atl. Oz., Mittelmeer. Mit den Aeolidien verwandt ist der Turbellarien-ähnliche *Pseudovermis paradoxus* Pereyaslawzew. Sebastopol.

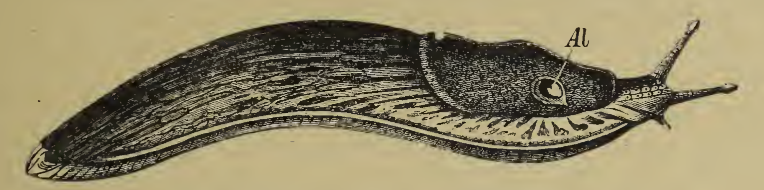


Fig. 726. *Arion empiricorum* (aus règne animal). 1/1
Al Atemloch.

Fam. *Pleurophyllidiidae.* Die Vorderfühler einen Schild bildend. Blattförmige Fortsätze an der Unterseite des Mantels. *Pleurophyllidia lineata* Otto. Atl. Oz., Mittelmeer.

4. Tribus. *Elysioidea.* Leber verästelt. Nur ein Paar Fühler. Radula mit einer einzigen Reihe von Zahnplatten.

Fam. *Elysiidae.* Körper mit einer flügelförmigen Verbreiterung jederseits. *Elysia viridis* Mont. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Limapontiidae.* Körper ohne jegliche Fortsätze. *Limapontia capitata* Müll. Ost- und Nordsee.

Den nudibranchiaten Opisthobranchiern ist wohl zuzurechnen die Turbellarien-ähnliche *Rhodope veranyi* Köll. aus dem Mittelmeer. Ihre spezielle systematische Einordnung ist noch unsicher.

2. Unterordnung. *Pulmonata,* Lungenschnecken.[1]) Meist Land- und Süßwassereuthyneuren ohne Ctenidium. Mantelhöhle als Lunge entwickelt, mit enger, verschließbarer Mündung.

Die Pulmonaten besitzen eine verhältnismäßig dünne, meist rechtsgewundene Schale; *Physa, Planorbis,* die meisten *Clausilia*arten, einige

---

[1]) L. Pfeiffer, Monographia Heliceorum viventium. Leipzig 1848—1869. A. Rossmässler, Iconographie der Land- und Süßwassermollusken Europas, fortges. v. Kobelt. 1837—1914. Férussac et Deshayes, Histoire naturelle générale et particulière des Mollusques terrestres et fluviatiles. Paris 1829—1851. J. Brock, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIV. 1886. L. Plate, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. Zool. Jahrb. IV, 1891. VII, 1894. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Ebenda. XI. 1898. P. Pelseneer, Études sur les Gastropodes Pulmonés. Mém. Acad. Belgique. 1901. C. Rabl, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. V. 1879. H. Fol, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. Zool. expér. VIII. 1879—1880. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII—LXIII. 1897—1898. Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorgangs und der Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb. XXV. 1907.

Arten der Gattung *Pupa*, einzelne Exemplare von *Helix* (sog. Schneckenkönig) sind linksgewunden. Ein Operculum kommt nur noch *Amphibola* zu; Epiphragmata werden von vielen Formen gebildet. Einige Pulmonaten besitzen rudimentäre innere Schalen oder sind schalenlos.

Die Mantelhöhle ist an der Decke mit einem Luft respirierenden Netzwerk von Gefäßen ausgestattet und mündet durch ein enges Atemloch rechtsseitig nach außen (Fig. 726). Bei den *Janelliden* ist sie klein und mit Divertikeln versehen, von denen je mehrere Büschel von Atemröhren ausgehen (Büschel- oder Tracheallunge, Plate). Die Süßwasserpulmonaten füllen im Jugendzustande ihre Atemhöhle mit Wasser, später erst mit Luft. Einige *Planorbis*- und *Limnaea*-Arten bewahren sich das Anpassungsvermögen an Luft- und Wasseratmung zeitlebens (Limnaeen, deren Lungen mit Wasser gefüllt waren, wurden aus sehr bedeutender Tiefe des Bodensees heraufgezogen). Eine sekundäre Kieme tritt bei *Siphonaria, Planorbiden* auf. Neben dem Atemloch, eventuell noch in der Atemhöhle liegen After- und Nierenöffnung. Weit vor demselben, aber an gleicher Seite münden die Geschlechtsorgane. Bei den linksgewundenen Formen liegen Atemloch, After und Geschlechtsöffnung linksseitig. Bei vollständiger Rückdrehung des Eingeweidesackes finden sich After und Atemloch am Hinterende des äußerlich symmetrischen Körpers *(Oncidiidae)*.

Während die Pulmonaten mit den Prosobranchiern die Lage der Respirationsorgane und somit des Vorhofes vor der Herzkammer gemeinsam haben (nur die rückgedrehten Formen zeigen Opisthopneumonie), schließen sie sich in anderen Organen den Opisthobranchiern an. Schwache Chiastoneurie der Visceralschlinge findet sich bei *Chilina*. Das Gebiß besteht aus einem unpaaren hornigen, meist längsgerippten Oberkiefer (der aber auch fehlen kann) und aus einer Radula mit einer großen Zahl von Zahnplättchen.

1. Sektion. *Basommatophora*. Nur ein Paar rückstülpbarer Fühler, an deren Basis die Augen liegen.

Fam. *Auriculidae*. Die dicke Schale mit langer Endwindung und gezähnten dicken Lippen. Halten sich an der Meeresküste, in Salzsümpfen oder feuchten Orten auf dem Lande auf. *Auricula auris-judae* L. Ostindien. *Carychium minimum* Müll. Zwergschnecke. Europa. *Zospeum spelaeum* Rssm., in Höhlen von Krain.

Fam. *Amphibolidae*. Mit spiraler Schale und Operculum. Marine Tiere. *Amphibola avellana* Chemn. Neuseeland.

Fam. *Siphonariidae*. Schale konisch. Marine Formen. *Siphonaria aspera* Krauss. Südafrika. *S. algesirae* Q. G. Beide mit sekundärer Kieme. Südwesteuropa.

A. Wierzejski, Embryologie von Physa fontinalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXIII. 1905. W. Haeckel, Beiträge zur Anatomie der Gattung Chilina. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. 1911. E. Schmalz, Zur Morphologie des Nervensystems von Helix pomatia. Zeitschr. f. wiss. Zool. CXI. 1914. Vgl. ferner die Arbeiten von A. Schmidt, v. Jhering, Mark, Joyeux-Laffuie, Kofoid, Simroth, Sarasin, Collinge u. a.

Fam. *Chilinidae.* Schale auriculaartig. Fühler sehr breit und flach. Mit Chiastoneurie der Visceralschlinge. *Chilina puelcha* Orb. In Flüssen in Südamerika.

Fam. *Limnaeidae.* Schale dünn, sehr verschieden geformt, mit scharfrandiger Mündung. Leben im Süßwasser. *Limnaea stagnalis* L. Schlammschnecke. Europa, Nordamerika, Nordasien. *L. auricularia* L. Europa, Nordasien. *L. truncatula* Müll. (*minuta* Drap.). Mitteleuropa. Hier schließt sich an *Planorbis corneus* L., *P. carinatus* Müll., *Ancylus fluviatilis* Müll. Mit napfförmiger Schale. Ohne Lunge, mit sekundärer blattförmiger Kieme. *Physa fontinalis* L., *P. hypnorum* L. Alle Europa.

2. Sektion. *Stylommatophora.* Die Augen liegen an der Spitze zweier rückstülpbarer Fühler, vor welchen in der Regel noch zwei kleinere stehen. Leben am Lande.

Fam. *Succineidae.* Vordere Fühler wenig entwickelt oder fehlend. Nähern sich in der Bildung des Geschlechtsapparates den Limnaeiden. *Succinea putris* L. (*amphibia* Drap.), Bernsteinschnecke. Europa.

Fam. *Janellidae.* Mit Büschel- oder Tracheallunge. Schale rudimentär in Form von Kalkstücken. Nur die Augen tragenden Fühler vorhanden. *Janella (Athoracophorus) bitentaculata* Q. G. Neuseeland.

Fam. *Pupidae.* Schale verlängert, mit zahlreichen Windungen, Mündung klein, häufig durch Zähne oder Lamellen verengt. *Pupa frumentum* Drap. *Pupilla muscorum* Müll. *Clausilia* Drap., Schließmundschnecke. Mit einer kalkigen beweglichen Lamelle, dem als Clausilium bekannten Schließplättchen. *Cl. laminata* Mont. (*bidens* Drap.). Europa. *Buliminus detritus* Müll. Süd- und Mitteleuropa. Hier schließen sich an *Zua lubrica* Müll. Europa, Nordasien, Nordamerika, Nordafrika. *Achatina zebra* Lm. Madagaskar. *Helicter (Achatinella) vulpinus* Fér. Sandwichinseln. *Rumina (Stenogyra) decollata* L. Schale im ausgebildeten Zustand ohne die oberen Windungen. Südeuropa, Nordafrika.

Fam. *Helicidae.* Beschalte oder nackte Formen. Radula aus ziemlich gleichartigen Zähnen gebildet. *Helix pomatia* L., große Weinbergschnecke (Fig. 698). Mitteleuropa. *H. (Tachea) nemoralis* L. Hainschnecke. *H. (Tachea) hortensis* Müll. Gartenschnecke, Mittel- und Nordeuropa. *Campylaea setigera* Ziegl. Dalmatien. *Isognomostoma personatum* Lam. Mitteleuropa. *Arion empiricorum* Fér. Tier nackt. Schale eine innere, aus einzelnen Kalkstückchen bestehend. Atemloch vor der Mitte des schildförmigen Mantels. Europa (Fig. 726).

Fam. *Limacidae.* Nackte Formen, mit innerem Schalenplättchen. Atemloch hinter der Mitte des Mantelschildes. Marginalzähne der Radula spitz. *Agriolimax agrestis* L. *Limax maximus* L. *Amalia marginata* Drap. Europa. Hier schließen sich an *Zonites acies* Fér. Schale weitgenabelt. Dalmatien. *Vitrina diaphana* Drap. Schale glashell. Mitteleuropa. *Patula hauffeni* F. Schm. Blind. Höhlen von Krain.

Fam. *Testacellidae.* Fleischfressende Landschnecken mit meist kleiner Haliotisförmiger Schale am Hinterende des Körpers. Oberkiefer fehlt, Radula stark, weit vorstreckbar. *Testacella haliotidea* Drap. Südwesteuropa. *Daudebardia rufa* Drap. Mitteleuropa. Hier schließt sich wahrscheinlich an *Glandina algira* L. Mittelmeerländer.

Fam. *Oncidiidae.* Schalenlose, äußerlich symmetrische Tiere, After und Atemloch am Hinterende. Häufig mit Rückenaugen. Leben an der Meeresküste. *Oncidium verruculatum* Cuv. Amboina, Ceylon. *Oncidiella celtica* Cuv. Nordsee.

2. Ordnung. **Solenoconchae (Scaphopoda).**[1]

Conchiferen mit rudimentärem Kopf und zylindrischem Fuße, mit turmförmig erhobenem Eingeweidesack, mit zu einer an beiden Polen

[1]) L a c a z e - D u t h i e r s, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. des sc. nat., 1856—1858. M. S a r s, Om Siphonodentalium vitreum. Christiania 1861. G. O. S a r s, Bidrag til Kundskaben om Norges arktiske Fauna. I.

offenen Röhre verwachsenem Mantel und röhrenförmiger Schale, mit einem Büschel fadenförmiger Cirren zu Seiten eines Kopflappens, ohne Kiemen, getrennten Geschlechts.

Der Körper (Fig. 727) ist infolge des dorsalwärts erhobenen Eingeweidesackes langgestreckt; er erscheint nach der Hinterseite etwas konvex gekrümmt, nach der dorsalen Spitze zu verschmälert und trägt zufolge

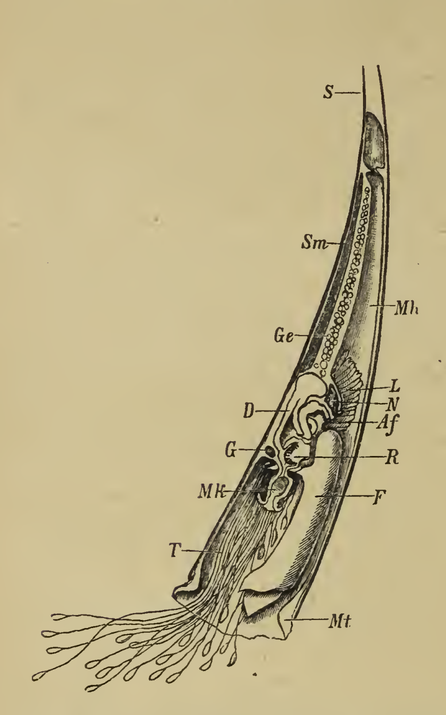


Fig. 727. *Dentalium*, mit Ausnahme des Fußes im Längsschnitte (Original). $^3/_1$

S Schale, *Mt* Mantel, *Sm* Schalenmuskel, *Mh* Mantelhöhle, *F* Fuß, *Mk* Mundkegel, *T* Cirren, *R* Radula, *D* Darm, *L* Leber, *Af* After, *G* Gehirnganglion, *N* Niere, *Ge* Geschlechtsdrüse.

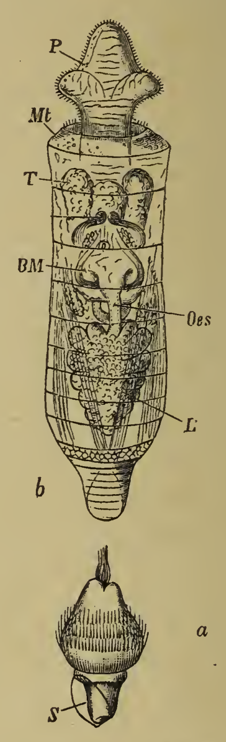


Fig. 728. Larven von *Dentalium* (nach Lacaze-Duthiers).

a Junge Larve mit Schalenanlage *(S)*. *b* Ältere Larve, Rückenansicht. *P* Fuß, *Mt* Mantel, *T* Cirren, *BM* Buccalmasse, *Oes* Oesophagus, *L* Leber.

Verwachsung der Mantellappen einen röhrenförmigen Mantel, der sich auch über den Kopflappen und Fuß nach vorn verlängert und eine gleichgestaltete Schale absondert, mit welcher das Tier durch einen nahe dem dorsalen Schalenende inserierten Muskel (Retractor) verbunden ist. Das vordere Körperende wird durch eine Art Kopflappen (Mundkegel) eingenommen, an dessen Spitze die zuweilen von blattähnlichen Lippenanhängen umstellte Mundöffnung liegt. Zu Seiten dieses Mundkegels entspringen an zwei Lappen

Christiania 1878. A. Kowalevsky, Étude sur l'Embryogénie du Dentale. Ann. du Musée d'hist. nat. Marseille. I. 1883. L. H. Plate, Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb. V. 1892. Vgl. ferner die Schriften von Fol, Nassonow, Pelseneer, Simroth, Boissevain u. a.

zahlreiche fadenförmige, am Ende keulenförmig verbreiterte bewimperte Cirren, die zur unteren breiteren Mantelöffnung hervorgestreckt werden und als Sinneswerkzeuge, zugleich auch der Nahrungsaufnahme dienen. Der Fuß ist zylindrisch, am Ende dreilappig *(Dentalium)* oder mit einer von Randpapillen besetzten Scheibe (Fußsohle) *(Siphonodentalium)* versehen. Der Mund führt in einen Pharyngealbulbus, in welchem ein dorsaler unpaarer Kiefer sowie ventral die von einer Radula besetzte Zunge liegt. Er führt in einen kurzen Oesophagus, weiter in den mit einer in die Mantellappen hineinragenden Leber versehenen Magen und in den Darm, der nach mehrfachen Windungen hinter der Fußbasis in den Mantelraum mündet. In den Enddarm öffnet sich eine Drüse (Rektaldrüse). Kiemen fehlen; die Atmung erfolgt durch den Mantel. Die Kreislaufsorgane verhalten sich sehr einfach. Das Blut strömt in den Lakunen und Sinus der primären Leibeshöhle. Als Zentralorgan fungiert ein sehr einfach gebautes Herz, das in den hinten (dorsal) vom Enddarm gelegenen Herzbeutel (Coelom) hineinragt. Es erscheint als eine sackförmige kontraktile Einstülpung der dorsalen Pericardwand (Plate). Als besondere Bildungen sind zwei zu Seiten des Afters gelegene spaltförmige Poren zu erwähnen, durch welche der perianale Blutsinus mit dem Mantelraum in Verbindung steht; sie dienen wahrscheinlich einem eventuellen Blutaustritte bei heftiger plötzlicher Kontraktion des Körpers. Den Cerebralganglien liegen die Pleuralganglien dicht an. Von Sinnesorganen finden sich außer den Cirren noch Statocysten sowie das Subradularorgan. Die paarigen Nieren münden zu Seiten des Afters und entbehren eines Wimpertrichters. Die Solenoconchen sind getrenntgeschlechtlich. Die Genitaldrüse ist unpaar, fingerförmig gelappt und nimmt den dorsalen Teil des Eingeweidesackes ein; sie mündet durch die rechte Niere nach außen.

Die Entwicklung ist eine Metamorphose (Fig. 728). Die ausschlüpfende Larve besitzt außer dem breiten praeoralen Wimperkranz einen apikalen Wimperschopf und trägt eine kleine napfförmige Schale. Später entwickelt sich der Mantel, dessen Lappen verwachsen; dann gestaltet sich auch die Schale röhrenförmig.

Die Solenoconchen sind marin und kriechen im Schlamme mit schräg erhobener Schale langsam umher.

Fam. *Dentaliidae.* Fuß mit Seitenlappen. *Dentalium entalis* L. Atl. Oz. *D. vulgare* da Costa. Atl. Oz., Mittelmeer. *D. dentalis* L. Mittelmeer, Adria.

Fam. *Siphonodentaliidae.* Fuß lang, mit Endscheibe. *Siphonodentalium vitreum* Sars. *S. (Pulsellum) lofotense* Sars. Nordatlant. *Cadulus* Phil.

3. Ordnung. **Lamellibranchiata (Pelecypoda), Muscheltiere.**[1])

Lateral kompresse Conchiferen mit rudimentärem Kopfe, mit großem zweilappigem Mantel und rechter und linker, durch ein dorsales Ligament

---

[1]) Außer Bojanus, Garner, Keber, Lacaze-Duthiers, Deshayes, Moebius vgl. Poli, Testacea utriusque Siciliae. 1791—1795. C. Langer, Das

verbundener Schalenklappe, meist mit beilförmigem Fuße, mit Doppelblattkiemen, getrennten Geschlechts.

Der meist symmetrische, selten asymmetrische Körper der Lamellibranchiaten ist seitlich kompreß. Der Kopf ist rudimentär (daher *Acephala*) und gegen den Rumpf nicht abgesetzt. Der umfangreiche Mantel entwickelt sich in Gestalt zweier seitlicher Mantellappen, die den Körper vollständig umschließen. Am Mantelrande finden sich in der Regel drei Duplikaturen. Die Innenfläche des Mantels wird von einem Flimmerepithel gebildet (Fig. 732). Pigmente treten vornehmlich an dem Mantelsaum auf.

Die beiden Mantellappen zeigen fast überall an ihrem hinteren Ende zwei aufeinanderfolgende Ausschnitte, welche, von Papillen oder Tentakeln umsäumt, beim Zusammenlegen der Ränder beider Mantellappen zwei hinter einander folgende spaltförmige Öffnungen bilden (Fig. 729). Die obere (dor-

---

Gefäßsystem der Teichmuschel. Denkschr. Akad. Wien 1855—1856. A. Fleischmann, Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLII. 1885. C. Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst. Wien, VII. 1888. Beiträge zur Kenntnis des Baues von Cuspidaria etc. Ebenda. X. 1892. Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Tridacniden. Denkschr. Akad. Wien. 1898. P. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol., XI. 1891. Les Lamellibranches de l'Expedition du Siboga. P. Anat. Leiden 1911. M. Neumayr, Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. Denkschr. Akad. Wien. 1891. R. T. Jackson, Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their allies. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 1890. F. Bernard, Recherches ontogéniques et morphologiques sur la coquille des Lamellibranches. Ann. sc. nat., 1898. St. Beuk, Zur Kenntnis des Baues der Niere und der Morphologie von Teredo. Arb. zool. Inst. Wien. XI. 1899. Th. List, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Neapel. XXVII. 1902. M. Stenta, Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraume der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst. Wien. XIV. 1902. G. A. Drew, The Life-History of Nucula delphinodonta. Quart. Journ. micr. sc. XLIV. 1901. W. G. Ridewood, On the Structure of the Gills of the Lamellibranchia. Phil. Transact., London 1903. H. Wallengren, Zur Biologie der Muscheln. I. Die Wasserströmungen. II. Die Nahrungsaufnahme. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund 1905. E. Seydel, Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten. Zool. Jahrb. XXVII. 1909. S. Lovén, Bidrag til Kännedomen om Utvecklingen af Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Stockholm 1848. C. Rabl, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschr., 1876. B. Hatschek, Ueber die Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. zool. Inst. Wien, III. 1881. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLI. 1885. Fr. R. Lillie, The Embryology of the Unionidae. Journ. Morph. X. 1895. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIX. 1901. N. Odhner, Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchien. Ebenda. C. 1912. A. Rubbel, Über Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera etc. Zool. Jahrb. XXXII. 1911. E. Korschelt, Perlen. Fortschr. naturwiss. Forschg. 1912. W. Stempell, Über das sog. sympathische Nervensystem der Muscheln. Festschr. mediz.-naturw. Ges. Münster 1912. K. Herbers, Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zool. CVIII. 1913. Vgl. ferner die Arbeiten von Carrière, Kellogg, Dall, Menegaux, Mitsukuri, Woodward, Thiele, Sassi, Anthony, Herdman u. Hornell, Bourne, Faussek, Dubois, Rassbach, Alverdes, Harms, Jameson u. a.

sale) fungiert als Ausströmungsöffnung, die untere als Einströmungsöffnung, durch welche das Wasser unter dem Einflusse der Wimpereinrichtungen der Kiemen bei etwas klaffender Schale in den Mantelraum gelangt. Mit dem Wasser werden auch die Nahrungsstoffe eingeführt und in einer Wandströmung längs der unteren Kiemenränder zur Mundöffnung geleitet, während eine in der Nähe des Mundes beginnende Wandströmung längs des Mantelrandes die überflüssigen Fremdkörper wieder nach außen schafft. Seltener bleiben die Ränder beider Mantellappen in ihrer ganzen Länge frei, meist tritt eine Verwachsung vom hinteren Ende her ein. Diese ist entweder nur eine einfache, durch welche die Ausströmungsöffnung von dem übrigen Teile des Mantelschlitzes getrennt wird, oder es kommt überdies die

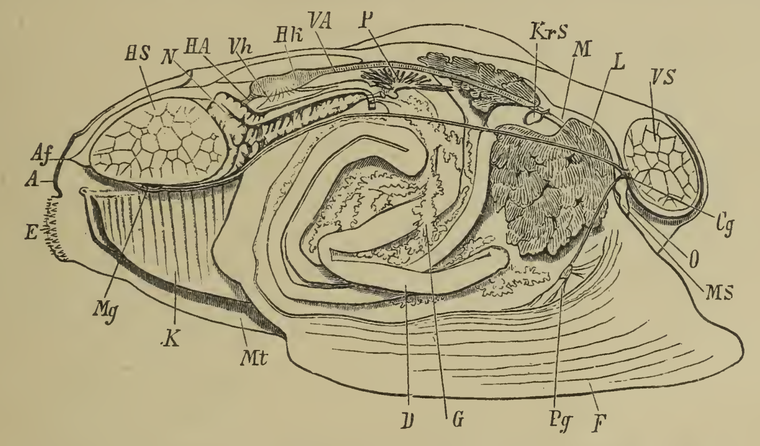


Fig. 729. Anatomie der Malermuschel *(Unio pictorum)* (Original). 1/1

VS vorderer, *HS* hinterer Schalenschließer, *Ms* Mundlappen, *F* Fuß, *Mt* Mantel, *K* Kiemen, *Cg* Cerebropleuralganglion, *Pg* Pedalganglion, *Mg* Visceralganglion, *O* Mund, *M* Magen, *L* Leber, *KrS* Kristallstiel, *D* Darm, *Af* After, *G* Geschlechtsorgan, *A* Ausschnitt des Mantellappens zum Auswurf, *E* zur Einfuhr, *N* Niere, *Vh* Vorhof, *Hk* Herzkammer, *VA* vordere, *HA* hintere Aorta, *P* Pericardialdrüse (schematisch).

Einströmungsöffnung durch eine Verwachsung zur Trennung, so daß der vordere Mantelschlitz ausschließlich als Fußschlitz fungiert und bei fortschreitender Verwachsung bis auf eine kleine Öffnung verengt sein kann. Je weiter sich nun der Mantel nach vorne zu schließt, um so mehr schreitet die Verlängerung der hinteren Mantelgegend um Einströmungs- und Ausströmungsöffnung vor, so daß zwei kontraktile Röhren, *Siphonen,* gebildet werden (Fig. 734). Diese können einen solchen Umfang erreichen, daß sie überhaupt nicht mehr zwischen die am Hinterrande klaffenden Schalen zurückgezogen werden. Oft sind beide Siphonen äußerlich mit einander vereinigt (Fig. 730 *a*). Bei *Pholas* und noch mehr bei *Teredo* wächst die hintere verwachsene Mantelregion zu einem langen Rohre aus, an dessen Ende erst die Siphonen sitzen (Fig. 742).

An seiner Oberfläche sondert der Mantel eine feste Kalkschale ab, welche sich den beiden Mantellappen entsprechend in zwei seitliche, am Rücken durch das Ligament verbundene Klappen gliedert. Nur selten sind

die Schalenklappen vollkommen gleich, indessen nennt man nur diejenigen Schalen ungleichklappig, welche sich auffallend asymmetrisch und ihrer Lage nach als obere und untere erweisen. Meist schließen die Schalenränder fest aneinander, doch können sie auch an verschiedenen Stellen zum Durchtritt des Fußes, des Byssus, der Siphonen mehr oder minder weit klaffen. Letzteres gilt insbesondere für diejenigen Muscheltiere, welche sich in Sand, in Holz oder in festes Gestein einbohren. Im Extrem bedeckt die Schale nur einen kleinen Teil des Körpers, während die unbedeckten Teile sekundäre Kalkabsonderungen produzieren (Fig. 741), unter denen jene bei *Clavagelliden* röhrenförmig und mit dem Schalenrudimente innig verwachsen sind (Fig. 740). Nur selten schlagen sich die Mantelränder außen über die Schale *(Galeomma)* oder es wird die kleine Schale vollständig vom Mantel umschlossen *(Chlamydoconcha, Scioberetia, Entovalva).*

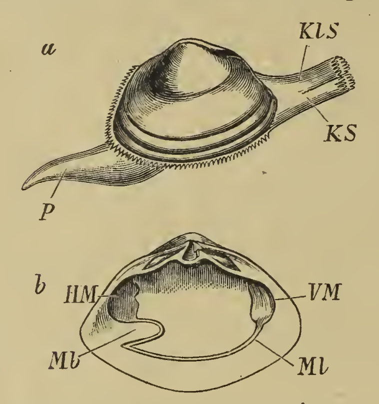


Fig. 730. *a Mactra elliptica.* Tier mit Schale.

Kls Ausströmungssipho, *KS* Einströmungssipho, *P* Fuß.

b Linke Schalenklappe von *M. solida.* 1/1

VM vorderer, *HM* hinterer Schließmuskeleindruck, *Ml* Mantellinie, *Mb* Mantelbucht (aus Bronn).

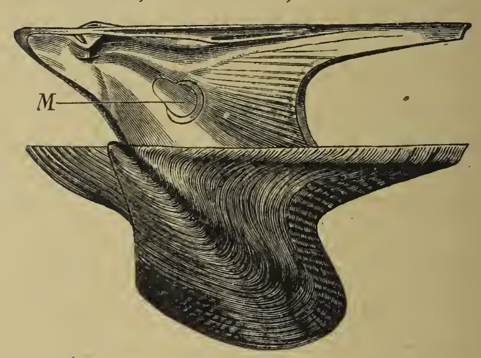


Fig. 731. *Avicula semisagitta* Lm., die Klappen übereinander verschoben.

M Muskeleindruck (aus Bronn). 2/3

Die Verbindung beider Schalen erfolgt an der Rückenfläche durch ein äußeres oder inneres elastisches Ligament, das die Schalenklappen zu öffnen bestrebt ist. Daneben beteiligt sich auch der obere Rand durch ineinandergreifende Zähne beider Schalenhälften an der festen Verbindung der letzteren und bildet das sog. Schloß *(cardo),* dessen besondere Ausbildung in der Systematik verwertet wird. Man unterscheidet demnach den Schloßrand mit dem Ligamente von dem freien Rande der Schale, dessen Vorder- und Hinterrand sich im allgemeinen leicht nach der Lage des Schloßbandes zu den zwei Wirbeln oder Buckeln *(umbones, nates)* bestimmen lassen, welche als zwei hervorragende Höcker über dem Rückenrande den Ausgangspunkt für das Wachstum der beiden Schalenklappen bezeichnen und ihren Scheitel *(apex)* bilden. Der meist oblonge Umkreis des Ligamentes, das Höfchen *(area),* findet sich hinter dem Scheitel. Andererseits liegt an der meist kürzeren Vorderseite wenigstens bei den Gleichklappigen ein vertiefter Ausschnitt, das Mondchen *(lunula).*

Ihrer chemischen Zusammensetzung nach besteht die Schale aus kohlensaurem Kalk und einer organischen Grundsubstanz (Conchiolin). Sie baut sich aus zur Oberfläche parallelen, zuweilen perlmutterglänzenden Schichten (Perlmutterschichte) sowie einer äußeren, aus palissadenartig aneinander gereihten Prismen (Schmelzprismen) zusammengesetzten Schichte, die aber auch fehlen kann, auf, welcher an der äußeren Oberfläche der Schale eine hornartige Conchiolinlage, das Periostracum, aufliegt (Fig. 732). Das Wachstum der Schale ergibt sich teils als eine Verdickung der Substanz, indem die ganze Oberfläche des Mantels neue, konzentrisch geschichtete Lagen absondert, teils als peripherische Größenzunahme, welche durch schichtenweise angesetzte Neubildungen, zuvörderst des Periostracums und der Prismenschichte, am freien Mantelrande bedingt wird. Die Mantelsekretion liefert bei einer Anzahl von Muscheln, insbesondere den sog. Perlmuscheln *(Meleagrina margaritifera, Margaritana margaritifera)* auch die Perlen. Letztere entstehen in geschlossenen, vom äußeren Mantelepithel abgeschnürten Epithelsäcken, hervorgerufen durch Sekretionspartikel oder vielleicht auch (bei marinen Muscheln) durch abgestorbene Wurmparasiten (Trematoden, Cestodenlarven).

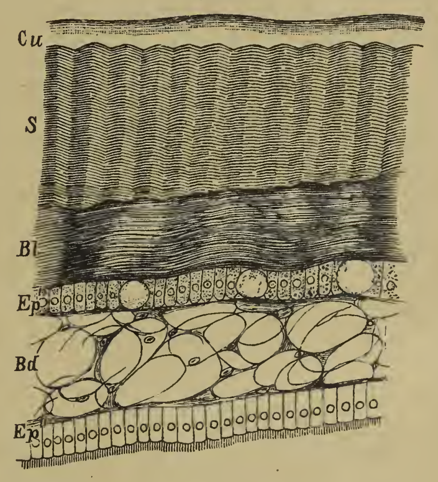


Fig. 732. Schnitt durch Schale und Mantel von *Anodonta* (nach Leydig).

Cu Periostracum, *S* Säulenschichte, *Bl* Perlmutterschichte der Schale, *Ep'* äußeres, *Ep''* inneres Epithel des Mantels, *Bd* Bindgewebe.

Während die äußere Oberfläche der Schale mannigfache Skulpturverhältnisse zeigt, ist die Innenfläche glatt, weist aber einige Eindrücke auf, welche den Insertionsstellen der sich an die Schale ansetzenden Muskeln entsprechen. Dem Schalenrande parallel verläuft ein schmaler Streifen, die *Mantellinie,* welche der Insertion der zahlreichen in einer Reihe angeordneten Retraktoren des Mantelrandes entspricht. Eine verstärkte Partie der letzteren bildet den Retraktor der Siphonen, dessen vergrößerte Befestigungslinie eine nach innen vorspringende Bucht der Mantellinie, die *Mantelbucht,* erzeugt (Fig. 730 *b*). Bei weit verwachsenem Mantel bildet sich aus dem zwischen Einströmungsöffnung und Fußschlitz gelegenen Teile der Retraktoren des Mantelrandes ein akzessorischer Schalenschließer aus *(Pholadidae).* Sodann finden sich an der Schale die Eindrücke der quer den Körper des Tieres durchsetzenden Schalenschließer (Adduktoren), von denen meist zwei, ein vorderer dorsal vom Darm und ein hinterer ventral vom Darm verlaufender vorhanden sind. Dieselben sind entweder nahezu gleich groß, oder es verkümmert bei gleichzeitiger Verkürzung des vorderen Körperab-

schnittes der vordere Adduktor *(Mytilus, Pinna)* bis zum vollständigen Schwunde *(Pecten, Ostrea, Tridacna);* dann rückt der hintere, um so umfangreichere Adduktor weiter nach vorn bis in die Mitte der Schale hinein (Fig. 731). Darnach hat man die Lamellibranchiaten auch als *Dimyarier (Homomyarier, Heteromyarier)* und *Monomyarier* unterschieden. Beide Adduktoren fehlen bei *Brechites.* Bei den *Pholadidae* ist der vordere Adduktor außen an einer Umschlagslamelle der Schale befestigt und fungiert infolgedessen als Divarikator. An der Innenseite der Adduktoren inserieren sich an der Schale die in die Fußmuskulatur verlaufenden Retraktoren, wozu noch schwache Elevatoren etwa in der Mitte des Eingeweidesackes hinzukommen, deren Eindrücke gleichfalls an der Schale erkennbar sind.

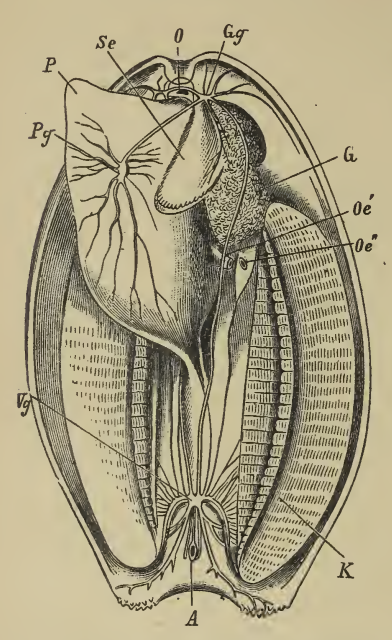


Fig. 733. Nervensystem der Teichmuschel *(Anodonta)* (nach Keber).

A After, *K* Kiemen, *O* Mund, *P* Fuß, *Se* Mundlappen (Segel), *Gg* Cerebropleuralganglion, *Pg* Pedalganglion, *Vg* Visceralganglion, *G* Genitaldrüse, *Oe'* Genitalöffnung, *Oe''* Nierenöffnung.

Der Fuß der Lamellibranchiaten hat bei den ursprünglichsten Formen *(Protobranchiata)* sowie bei *Pectunculus* die Form eines seitlich kompressen Zylinders und ist am Ende söhlig gestaltet (Fig. 739). Sonst ist er meist beil- oder walzenförmig. Er dient zum Eingraben im Sande und Schlamme. Seltener wird er knieförmig und dient zum Springen *(Cardium)* (Fig. 734) oder verlängert sich wurmförmig *(Lucina).* In zahlreichen Fällen verkümmert er zu einem fingerartigen (Fig. 743) oder kurz abgestumpften Gebilde; endlich kann er auch vollständig rückgebildet sein *(Ostrea, Aetheria).* Der Fuß besitzt in der Regel an seinem Hinterabschnitte eine aus einzelligen Drüsen bestehende, mittels einer größeren Öffnung ausmündende, zuweilen mächtige Drüsenanhäufung, die *Byssusdrüse,* die ein fädiges Sekret *(Byssus)* absondert, das zur zeitweiligen oder beständigen Befestigung dient (Fig. 743).

Das Nervensystem (Fig. 733) besteht bei den *Protobranchiata* noch aus gesonderten Cerebral- und Pleuralganglien, während letztere bei allen übrigen Lamellibranchiaten mit den Cerebralganglien zu Cerebropleuralganglien vereinigt sind und die Mundregion sowie vordere Mantelregion innervieren. Außerdem unterscheidet man ein Paar Pedalganglien, deren Nerven den Fuß versorgen, sowie ein Paar Visceralganglien, welche ventral dem hinteren Adduktor anliegen und Nerven zu den Kiemen, dem Herzen sowie dem hinteren Teile des Mantels entsenden, an dessen Rande sich diese

mit dem vom Cerebropleuralganglion entspringenden vorderen Mantelnerven oft unter Bildung von Geflechten vereinigen. Bei einer Anzahl von Muscheln wurde ein buccales Nervensystem, bestehend aus einer suboesophagealen Kommissur, zuweilen mit Buccalganglien, beschrieben. Die hinteren Darmnerven, desgleichen jene für die Genitalorgane gehen von der Visceralkommissur ab.

Von Sinnesorganen finden sich paarige Statocysten, die bei den *Protobranchiaten* und *Pecten* noch durch einen Kanal nach außen geöffnet sind. Sie liegen dem Pedalganglion an, werden aber vom Cerebralganglion aus innerviert. Kopfaugen sind bei *Arca,* einigen *Mytiliden,* bei *Avicula* u. a. an der Basis des ersten Kiemenfilamentes beobachtet; sie werden vom Cerebralganglion innerviert und sind ihrem Baue nach Napfaugen. Alle übrigen Sehorgane der Lamellibranchiaten gehören dem Mantelrande an und sind entweder einfache lichtempfindliche Pigmentflecken am Ende der Siphonen *(Solen, Venus)* oder zusammengesetzte Augen am ganzen Mantelrande von *Arca, Pectunculus,* oder Sehgruben bei *Lima.* Bei *Pecten, Spondylus* sitzen die Augen als gestielte Köpfchen von smaragdgrünem oder braunrotem Farbenglanze zwischen den Randtentakeln verteilt und sind inverse Blasenaugen mit zelliger Linse (Fig. 115). Inverse Blasenaugen finden sich auch an den Siphonen von *Cardium muticum.* Als Sitz des Tastgefühles erscheint vor allem der Mantelrand, an welchem sich auch in größerer oder geringerer Verbreitung Tentakelbildungen (besonders bei *Pecten, Lima*) entwickeln. Ein Osphradium findet sich am Ursprunge der Kiemennerven und zuweilen ein weiteres Sinnesorgan wahrscheinlich gleicher Art zu Seiten der Afterpapille.

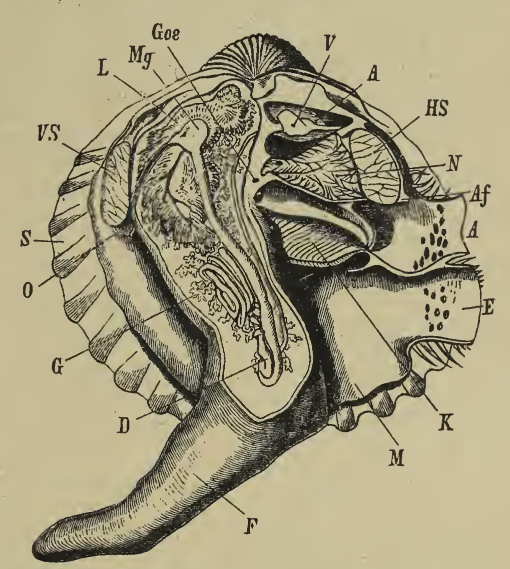


Fig. 734. Anatomie von *Cardium tuberculatum* (nach Grobben). $^5/_4$

S rechte Schalenklappe, *M* rechter Mantellappen, *E* Einströmungs-, *A* Ausströmungssipho, *F* Springfuß, *VS* vorderer, *HS* hinterer Adduktor, *O* Mund, *Mg* Magen, *D* Darm, *L* Leber, *Af* After, *V* Kammer, *A* Vorhof des Herzens, *N* Niere, *K* rechte Kieme, *G* Genitalorgan, *Goe* Genitalöffnung.

Die Verdauungsorgane beginnen mit der zwischen den Mundsegeln ventral vom vorderen Adduktor gelegenen Mundöffnung (Fig. 729). Diese führt in eine kurze Speiseröhre, in welche durch den Wimperbesatz der Mundlappen kleine, mit dem Wasser in die Mantelhöhle aufgenommene Nahrungskörper eingeleitet werden. Kiefer und Zunge fehlen stets. Die Speiseröhre geht in einen sackförmigen Magen mit umfangreicher Leber-

(Hepatopankreas) über, an dessen Pylorusteil meist ein Blindsack anhängt. In der eben erwähnten blindsackartigen Ausstülpung oder im Anfangsteile des Darmkanales findet man ein stabförmiges durchsichtiges Gebilde *(Kristallstiel)*, ein periodisch sich erneuerndes Ausscheidungsprodukt des Darmepithels. Der Darm erreicht überall eine ansehnliche Länge und erstreckt sich unter mehrfachen Windungen, von den Geschlechtsdrüsen umlagert, gegen den Fuß hin, steigt dann hinter dem Magen bis zum Rücken empor und mündet, nach Durchsetzung des Pericardialraumes dorsal vom hinteren Schalenschließer verlaufend, auf einer in den Mantelraum hineinragenden Papille am hinteren Leibesende aus (Fig. 734).

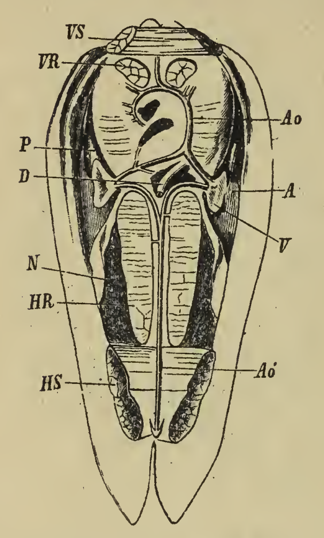


Fig. 735. Tier von *Arca noae*, Dorsalansicht (nach Grobben).

Die hier doppelten Pericardialräume *(P)* eröffnet, der Enddarm bis auf das Anfangsstück *(D)* abpräpariert, *VS* vorderer, *HS* hinterer Adduktor, *VR* vorderer, *HR* hinterer Retraktor des Fußes, *V* Herzkammer, *A* Vorhof, *Ao* vordere, *Ao'* hintere Aorta, *N* Niere.

Die Kiemen (Ctenidien) der Lamellibranchier zeigen nur noch bei den *Protobranchiata* die doppelfiedrige Form (Fig. 739). In allen übrigen Fällen sind die Seitenblätter der Kiemen zu dorsalwärts zurückgebogenen Fäden umgestaltet, welche dicht aneinander gelegt und meist durch Querbrücken miteinander verbunden sind. Dadurch wird jede Kieme doppelblattförmig (Fig. 743); an diesem Doppelblatt kann das äußere Blatt teilweise oder vollständig *(Lucina)* rückgebildet sein. Die inneren Kiemenblätter der beiderseitigen Kiemen verwachsen häufig hinter dem Fuß miteinander, im Vorderabschnitte mit dem Eingeweidesack; desgleichen die Außenlamelle mit dem Mantel. Dann erscheint die Mantelhöhle durch die Kieme vollständig in eine ventrale und dorsale Kammer geteilt (Fig. 734). Das in die untere Mantelkammer aufgenommene Atemwasser gelangt durch die Spalten der Kiemen in die obere Mantelkammer und von hier durch die Ausströmungsöffnung nach außen. Bei den als *Septibranchia* zusammengefaßten Muscheltieren (wie *Cuspidaria)* sind die miteinander verwachsenen Kiemen zu einer muskulösen Scheidewand mit wenigen Öffnungen umgebildet. Die Atmung erfolgt hier vornehmlich durch den Mantel, der aber auch bei allen übrigen Lamellibranchiaten an der Respiration beteiligt ist.

Das Herz (Fig. 729) findet sich vor dem hinteren Adduktor und besteht aus einer Kammer und zwei Vorkammern. Es liegt dorsal vom Darm bei *Nucula*, ventral bei *Teredo, Ostrea*, in der Regel liegt die Kammer rings um den Enddarm herum. Bei *Arca* ist die Herzkammer in zwei Hälften getrennt (Fig. 735). Von der Herzkammer entspringt bei einigen Formen nur eine vordere Aorta, in allen übrigen Fällen ist eine vordere und hintere Aorta vorhanden. Erstere verläuft dorsal, letztere ventral vom Darm. Am

Ursprung der hinteren Aorta findet sich in vielen Fällen *(Veneridae, Tridacnidae, Mactra)* ein Bulbus arteriosus. Aus den Enden der sich verästelnden Arterien gelangt das Blut in die Lakunen der primären Leibeshöhle. Das venöse Blut sammelt sich in einem unpaaren, ventral vom Pericardium gelegenen großen Venensinus, der an seinem Vorderende durch

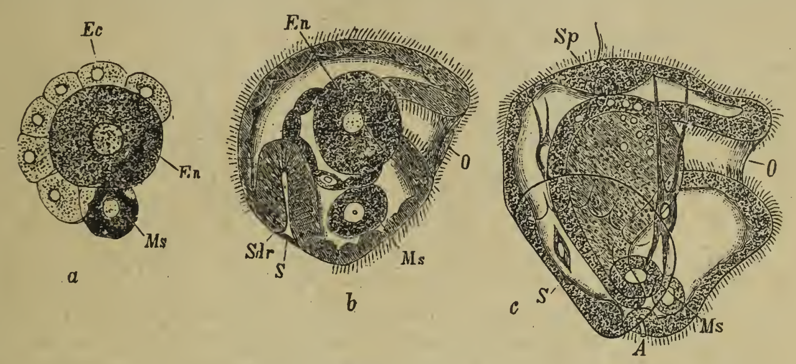


Fig. 736 *a—c*. Entwicklungsstadien von *Teredo* (nach Hatschek).
a Stadium mit zwei Urmesodermzellen *(Ms)* und zwei Entodermzellen *(En)*. *Ec* Ectoderm. — *b* Bewimperter Embryo mit Mund *(O)*, Darm und Schalengrube *(Sdr)*. *S* Schale. — *c* Späteres Stadium. *Sp* Scheitelplatte. *A* Analeinstülpung.

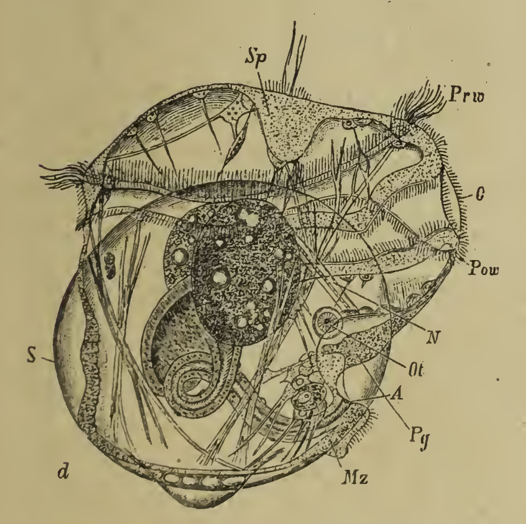


Fig. 736 *d*. Freischwimmende *Teredo*-Larve. $^{210}/_1$
A After, *Prw* präoraler, *Pow* postoraler Wimperkranz, *N* Kopfniere, *Ot* Statocyste, *Pg* Pedalganglion, *Mz* Mesodermzellen.

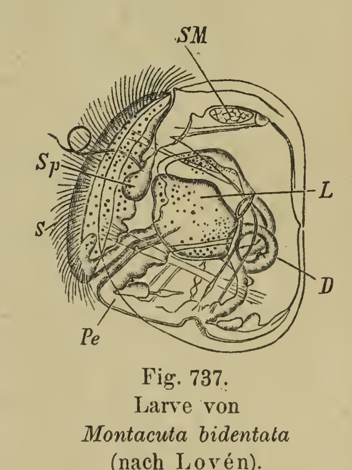


Fig. 737. Larve von *Montacuta bidentata* (nach Lovén). $^{240}/_1$
D Darm, *L* Leber, *Pe* Fuß, *S* Segel, *SM* vorderer Schalenschließer, *Sp* Scheitelplatte.

eine Klappe (Kebersche Klappe) abgesperrt werden kann. Aus dem Sinus strömt das Blut der Hauptmasse nach durch ein Netz von Kanälen in der Wandung der Nieren wie durch eine Art Pfortaderkreislauf in die Kiemen, um von da arteriell geworden in die Vorhöfe des Herzens zurückzukehren. Ein Teil des Blutes aus dem Mantel gelangt mit Umgehung der Kiemen direkt zum Herzen zurück.

Das Herz mit den Vorhöfen liegt in einem Pericardialsacke (Coelom). Aus dem Pericardialepithel entwickelt sich bei einer großen Zahl von Lamellibranchiaten eine sog. Pericardialdrüse; sie tritt entweder in Form drüsiger Anhänge am Vorhofe auf (z. B. *Arca, Mytilus, Pecten*) oder stellt eine im Mantel gelegene, aus zahlreichen Blindsäcken zusammengesetzte Drüse vor, welche vorne in den Pericardialraum einmündet *(Unio, Venus* u. a.) (Fig. 729).

Die Niere (Fig. 729), nach ihrem Entdecker auch als Bojanussches Organ benannt, ist paarig und liegt ventral vom Pericardialraum, mit welchem sie durch einen Wimpertrichter in Verbindung steht. Sie bildet einen S-förmig gebogenen Kanal, welcher sich in der Regel zu einem Sack mit zahlreichen nach innen vorspringenden Falten entwickelt; selten *(Ostrea)* ist die Niere ramifiziert, bei *Sphaerium* ein vielfach gewundener Kanal. Die Nieren beider Seiten kommunizieren in den meisten Fällen mit einander. Ihre Ausmündung liegt an der Basis des Fußes.

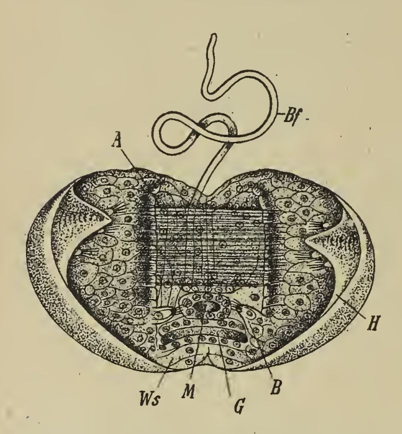


Fig. 738. Larve von *Unio pictorum*, Ventralansicht (nach C. Rabl). 210/1
H Schalenhaken, *A* Adduktor, *Bf* Haftfaden, *M* Mund, *B* Sinnesborsten, *G* Seitengruben, *Ws* Wimperfeld (Cilien nicht dargestellt).

Die Lamellibranchiaten sind meist getrennten Geschlechts, manche *(Anatinidae, Ostrea, Sphaerium, Tridacna,* einige *Cardium-* und *Pecten*arten u. a.) hermaphroditisch. Die Geschlechtsdrüsen (Fig. 729) sind paarig und bilden vielfach gelappte oder traubige Schläuche, welche die Windungen des Darmes umlagern, selten *(Mytilidae)* in die Mantellappen sich hineinerstrecken. Ähnlich verhalten sich die Zwitterdrüsen, deren samen- und eierbereitende Follikel entweder räumlich gesondert sind und dann bald getrennt ausmünden *(Anatinidae),* bald in einem gemeinsamen Genitalgang *(Pecten, Sphaerium)* nach außen führen, oder dieselben Follikel erzeugen sowohl Spermien als Eier *(Ostrea)*. Die Genitaldrüsen münden bei vielen Formen in die Niere nahe deren Öffnung *(Nuculidae, Arca, Pectinidae, Ostrea),* in anderen Fällen *(Aviculidae)* mit der Niere in einem gemeinsamen Porus; bei den übrigen Lamellibranchiern ist eine besondere, neben der Nierenöffnung gelegene Genitalöffnung vorhanden. Bei einigen *Nuculiden* besteht zwischen dem Anfange des Urogenitalganges und dem Wimpertrichter ein Verbindungsgang (Gonopericardialgang Stempell), der als Kommunikation zwischen Pericard und Genitaldrüse aufzufassen ist.

Ein äußerer Geschlechtsdimorphismus findet sich bei *Unioniden,* deren Weibchen sich im Zusammenhange mit der Aufnahme der Eier in die äußeren Kiemenblätter durch gewölbtere Schalen auszeichnen.

Die Befruchtung der Eier erfolgt in der Regel im Mantel- oder Kiemenraum des mütterlichen Tieres, wo die Eier in vielen Fällen die Embryonalentwicklung durchlaufen. Besonders tritt die Brutpflege bei den Süßwasserformen hervor, unter denen bei *Unioniden* die Eier in die äußeren *(Anodonta, Unio)* oder äußeren und inneren *(Margaritana)*, bei den *Cyreniden* in die inneren Kiemenblätter aufgenommen werden.

Die Furchung ist inaequal, die Gastrulation erfolgt durch Einstülpung oder Überwachsung *(Teredo)*, die Anlage des Mesoderms durch zwei Urmesodermzellen (Fig. 736 *a*). Die ausschlüpfende Larve zeigt bei den marinen Formen sowie bei *Dreissensia* den Typus der Trochophoralarve mit großem kreisförmigem praeoralem Wimperkranz und meist auch apikalem Wimperschopf sowie mit Schalenanlage (Fig. 736 *d*). Von den Adduktoren wird zuerst der vordere angelegt (Fig. 737). Aus dem Wimperapparat (Velum) der Larve gehen die Mundlappen des ausgebildeten Tieres hervor. Erst später entstehen Fuß und Kiemen. Bei *Sphaerium* ist die Entwicklung eine direkte und der Velarapparat rudimentär. Eine kompliziertere Metamorphose ist für die Entwicklung der *Unioniden* eigentümlich. Die als *Glochidium* bezeichnete Larve (Fig. 738) ist eine sekundäre Larvenform; sie entbehrt der Wimperkränze und besitzt einen rudimentären Darm. Dagegen ist sie durch den Besitz von Schalenhaken sowie einen langen, vor dem breiten larvalen Adduktor hervortretenden bysussähnlichen Haftfaden ausgezeichnet. Die Najadenlarve befestigt sich mittels der Schalenhaken und des larvalen Haftfadens an die Kiemen und Flossen von Fischen; sie durchläuft ihre weitere Entwicklung parasitisch, in einer Epithelwucherung des Wirtstieres eingeschlossen, und ernährt sich vermittels des großzelligen inneren Mantelepithels.

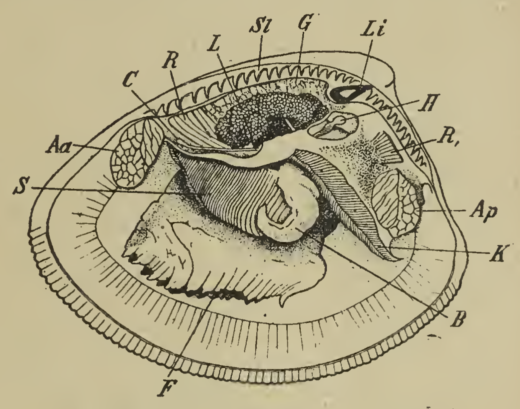


Fig. 739. *Nucula nucleus* (Original). $^5/_1$
Aa vorderer, *Ap* hinterer Adduktor, *B* Anhang des Mundsegels, *C* Cerebralganglion, *F* Fuß mit Sohle, *G* Genitaldrüse, *H* Herz, *K* Kieme, *L* Leber, *Li* Ligament, *R* vorderer, *R,* hinterer Retraktor des Fußes, *S* Mundsegel, *Sl* Schalenschloß.

Die meisten Muscheltiere sind Meeresbewohner und leben in verschiedenen Tiefen, teils kriechend, teils mittels des Fußes oder durch Zusammenklappen der Schalen schwimmend und springend. Viele entbehren der Ortsbewegung, indem sie sich frühzeitig mittels des Byssus festsetzen oder mit einer Schalenklappe auf Felsen und Gesteinen festwachsen (Austern). Andere, wie die Bohrmuscheln, bohren Gänge in Schiffholz, Pfahlwerk *(Teredo)* oder in Gestein *(Lithodomus, Pholas, Saxicava, Gastrochaena, Petricola)*, nur wenige leben ectoparasitisch oder kommensalisch, meist auf

Echinodermen *(Montacuta, Scioberetia), Jousseaumiella* kommensalisch in solitären Korallen (Heteropsammia, Heterocyathus), *Entovalva* als Entoparasit im Oesophagus einer Synaptide. Planktonisch ist *Planktomya henseni* Simr., deren Schale unverkalkt bleibt. Leuchtvermögen zeigt *Pholas.*

In der folgenden systematischen Einteilung ist teils den Prinzipien Pelseneers, vornehmlich aber jenen Neumayrs gefolgt.

1. Unterordnung. *Protobranchiata.* Kiemen doppelfiedrig. Fuß am Ende söhlig. Schalenschloß zahnlos oder mit zahlreichen gleichartigen zwischeneinandergreifenden Zähnen (taxodont) (Fig. 739). Sind die ursprünglichsten Lamellibranchier.

Fam. *Nuculidae.* Schloß taxodont. *Nucula nucleus* L. (Fig. 739), *Leda pella* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *Yoldia limatula* Say. Atl. Oz., Nordamerika. *Malletia* Desmoul.

Fam. *Solenomyidae.* Schale mit dicker Epidermis, Schloß zahnlos. *Solenomya togata* Poli. Mittelmeer.

Hier schließen sich wahrscheinlich zahlreiche der fossilen *Palaeoconchae* Neumayr an.

2. Unterordnung. *Eutaxodonta.* Kiemen doppelblattförmig, aus freien Kiemenfäden bestehend. Schloß mit zahlreichen gleichartigen, zwischeneinandergreifenden Zähnen (taxodont).

Fam. *Arcidae.* Schalen dick, von haarigem Periostracum bekleidet. *Arca noae* L. Archemuschel. *A. (Barbatia) barbata* L. *Pectunculus glycimeris* L. (*pilosus* Lm.). Mittelmeer.

3. Unterordnung. *Heterodonta.* Kiemen doppelblattförmig, die Kiemenfäden in der Regel durch Querbrücken verbunden. Schloßzähne in geringer Zahl, wechselständig, in laterale und kardinale geschieden (heterodontes Schloß), zuweilen gespalten, selten rückgebildet.

Fam. *Trigoniidae.* Schalen trigonal, innen mit schöner Perlmutterschichte. Schloßzähne leistenförmig, quergestreift, V-förmig divergierend. *Trigonia pectinata* Lm. Australien.

Fam. *Unionidae (Najades),* Flußmuscheln. Mit länglichen gleichklappigen Schalen, die ein dickes bräunlich-grünes Periostracum, innen eine Perlmutterschichte besitzen. Schloß mit wenigen Hauptzähnen und leistenförmigen hinteren Seitenzähnen, oder zahnlos. *Unio pictorum* L. Malermuschel. *U. tumidus* Retz., *U. batavus* Lm. Europa. *U. heros* Say, Nordamerika. *Castalia ambigua* Lm. Amazonenstrom. *Margaritana margaritifera* L Flußperlmuschel. In Gebirgsbächen Nord- und Mitteleuropas. Liefert die Flußperlen. *Pleiodon ovatus* Sow. Mit taxodontenähnlichem Schloß. Senegal. *Anodonta cygnea* L. Teichmuschel. Schloß zahnlos. Europa. Hier schließt sich *Aetheria* Lm. an. Schale austernartig, festgewachsen. Tier ohne Fuß. In Flüssen und Seen des trop. Afrika.

Fam. *Cyrenidae.* Schale gleichklappig, bauchig aufgetrieben, mit dickem Periostracum. Mantel mit zwei (selten einer) mehr oder minder vereinigten Siphonalröhren. Fuß groß. Bewohner des Süßwassers und Brackwassers. *Corbicula consobrina* Caill. Afrika. *Cyrena ceylonica* Chemn. Ceylon. *Sphaerium (Cyclas) corneum* L., hermaphroditisch. *Pisidium amnicum* L. Europa.

Fam. *Dreissensiidae.* Schale jener der Miesmuschel ähnlich. Mantel großenteils verwachsen, mit Siphonen. Fuß zungenförmig mit Byssus. *Dreissensia polymorpha* Pall. Heimat Kaspisches und Schwarzes Meer, von da aus über alle größeren Flüsse Europas verbreitet.

Fam. *Astartidae.* Schale dick, mit Periostracum. Band äußerlich. Schloß dick mit zwei bis drei Hauptzähnen. *Astarte sulcata* da Costa. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließt sich an *Crassatella* Lm.

Fam. *Cyprinidae.* Schalen gleichklappig, gewölbt, mit dickem Periostracum. Hauptschloßzähne ein bis drei und gewöhnlich ein hinterer Seitenzahn. Mantelränder zur Bildung zweier Siphonalöffnungen verwachsen. *Cyprina islandica* L. Nordatlant. und Ostsee. *Isocardia cor* L. Mit stark spiral eingerolltem Wirbel. Mittelmeer, Atl. Oz.

Fam. *Lucinidae.* Schale kreisförmig, Schloß mit 1 bis 2 Hauptzähnen und zuweilen verkümmerten Seitenzähnen. Fuß wurmförmig. *Lucina divaricata* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *Loripes lacteus* L. Mittelmeer. Hier schließen sich an *Montacuta bidentata* Mont. Atl. Oz., Mittelmeer. *Jousseaumiella* Bourne. Kommensalisch in Heterocyathus und Heteropsammia. Ceylon. *Scioberetia* Brnd. Ectoparasit auf einem Spatangus von Kap Horn. *Entovalva* Voeltzk. Entoparasitisch im Oesophagus einer Synaptide. Zanzibar. Beide mit innerer Schale.

Fam. *Galeommatidae.* Schale teilweise vom Mantel bedeckt und zart, klaffend. *Galeomma turtoni* Sow. Atl. Oz., Mittelmeer. Es schließt sich hier an *Chlamydoconcha orcutti* Dall. Mit innerer Schale. Kalifornien.

Fam. *Chamidae,* Gienmuscheln. Schalen ungleichklappig, dick, festgewachsen. Schloßzähne stark. *Chama lazarus* L. Ind. Oz. *Ch. gryphoides* L. Mittelmeer.

Fam. *Cardiidae,* Herzmuscheln. Schalen herzförmig gewölbt, mit großen eingekrümmten Wirbeln, mit Rippen. Ligament äußerlich, Schloß mit zwei Kardinal- und zwei Lateralzähnen jederseits. Mantel mit kurzen Siphonen. Fuß meist knieförmig. *Cardium edule* L. *C. tuberculatum* L. Europ. Meere (Fig. 734). *Hemicardium cardissa* L. Ind. Oz.



Fig. 740. Schale von *Brechites (Aspergillum) javanus* (nach Adams). $^1/_1$

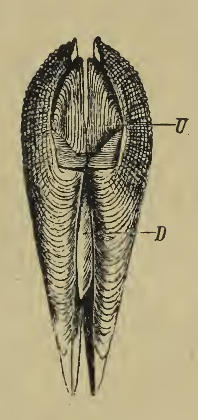


Fig. 741. Schale von *Pholas dactylus.* $^1/_1$
U, D accessorische Platten.

Fam. *Tridacnidae.* Mit dicken, stark gerippten Schalen. Vorderkörper reduziert, Hinterkörper nach vorn gedreht. Nur der hintere Adduktor vorhanden. Fuß mit Byssus. *Tridacna gigas* Lm. Riesenmuschel. Ind. Oz. *T. elongata* Lm. Rotes Meer. *Hippopus maculatus* Lm. Ind. Oz.

Fam. *Veneridae.* Schale regulär rundlich bis oblong, mit drei divergierenden Schloßzähnen in jeder Klappe. Atemröhren von ungleicher Größe, an der Basis vereint. *Meretrix (Cytherea) dione* L. Atl. Oz. *M. chione* L. *Dosinia (Artemis) exoleta* L. *Venus verrucosa* L. *Chione gallina* L. *Tapes decussatus* L. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließt sich an *Petricola lithophaga* Retz. Bohrt in Felsen. Europ. Meere.

Fam. *Tellinidae.* Die langgestreckte Schale am Vorderrande länger als hinten, mit äußerem Ligamente, Atemröhren lang, vollständig getrennt. *Tellina nitida* Poli. Mittelmeer. Hier schließt sich an *Scrobicularia piperata* Gm. Pfeffermuschel. Europ. Meere. Ferner *Psammobia vespertina* Chemn. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Donacidae.* Schale trigonal, mit äußerem Ligament, Schloß jederseits mit ein bis zwei Kardinalzähnen und mit Seitenzahn. *Donax trunculus* L. Mittelmeer.

Fam. *Solenidae.* Schale lang und schmal, an beiden Enden klaffend. Fuß zylindrisch. *Solenocurtus strigilatus* L. Mittelmeer. *Ensis siliqua* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *Solen vagina* L. Messerscheide. Europ. Meere.

Fam. *Mactridae.* Schale trigonal oder oval, geschlossen oder leicht klaffend. Vor der dreieckigen Bandgrube ein V-förmiger Hauptzahn sowie vorn und hinten Lateralzähne. Siphonen verwachsen (Fig. 730). *Mactra stultorum* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *Lutraria elliptica* Lm. Europ. Meere.

Fam. *Myidae.* Schale dick, ungleichklappig, hinten klaffend mit Ligamentlöffel. Mantel fast ganz geschlossen, Siphonen lang, verwachsen, Fuß kurz. Graben sich tief im Schlamme und Sande ein. *Mya arenaria* L., Klaffmuschel. Nordeurop. Meere. *Corbula gibba* Olivi. Europ. Meere. Hier schließt sich an *Saxicava rugosa* L. Bohrt in Steinen. Weit verbreitet. Ferner *Gastrochaena dubia* Penn. Die Schalen frei in einer Kalkröhre. Bohrt in Muscheln, Gestein. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Anatinidae.* Schale dünn, außen granuliert. mit Ligamentlöffel, Schloßzähne verkümmert. Siphonen lang, Fuß schlank. Hermaphroditisch. *Anatina subrostrata* Lm. Ind. Oz. *Thracia papyracea* Poli. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Clavagellidae.* Schalen dünn, in eine Kalkröhre eingefügt, welche vorn bis auf kleine Öffnungen oder vollkommen geschlossen ist. Fuß rudimentär. *Clavagella*

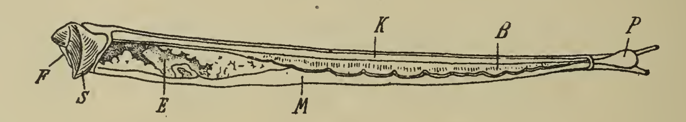


Fig. 742. *Teredo navalis,* der hintere Körperabschnitt durch Abtragung der linken Mantelwand eröffnet (Original). ca. 1/1

B Kieme, *E* Eingeweidesack, *F* Fuß, *M* Einströmungs-, *K* Ausströmungsfach des Mantelraumes, *P* Paletten an der Basis der Siphonen, *S* Schale.

aperta Sow. Nur die linke Schale mit der Kalkröhre verwachsen, die rechte frei. Mittelmeer. *Brechites (Aspergillum) javanus* Brug., Gießkannenmuschel. Ind. Oz. (Fig. 740).

Fam. *Cuspidariidae.* Schale hinten schnabelförmig verlängert. Kiemen zu einem muskulösen, von wenigen Spalten durchsetzten Septum umgebildet (Septibranchia). *Cuspidaria cuspidata* Olivi. Atl. Oz., Mittelmeer. Nahe verwandt ist *Poromya granulata* Nyst. Atl., Mittelmeer.

Fam. *Pholadidae.* Die klaffende Schale ohne Schloßzähne und Ligament, mit raspelähnlicher Streifung. Vorderseite des Schloßrandes nach außen umgeschlagen. An der Innenseite des Umbos ein stielförmiger Fortsatz. Vorderer Adduktor außen an den umgeschlagenen Schalenlamellen inseriert. Mantel verwachsen. Hinterer Mantelabschnitt röhrenförmig verlängert. Die nicht von der Schale bedeckten Teile des Tieres mit akzessorischen Kalkstücken. Fuß stempelartig, zuweilen verkümmert. Bohren in Holz oder Steinen und Korallen Gänge, aus denen sie die Siphonen hervorstrecken. *Pholas dactylus* L. Bohrt in Stein (Fig. 741). *Jouannetia cumingi* Sow. Schale kugelig. Bohrt in Felsen und Korallen. Pazif. Oz. *Teredo navalis* L., Schiffsbohrwurm (Fig. 742). Die kleine Schale bedeckt nur den vordersten Teil des Körpers. Hintere Mantelregion sehr lang, in dieselbe der Eingeweidesack und die Kiemen nach hinten verschoben. An der Basis der Siphonen zwei Kalkplättchen (Paletten). Die freie Oberfläche des Körpers scheidet eine dünne Kalkröhre ab. Bohrt im Holze der Häfen und Schiffe. Europ. Meere.

4. Unterordnung. *Anisomyaria.* Schloßzähne fehlen meist; wenn vorhanden, niemals in Kardinal- und Lateralzähne geschieden. Kiemen doppelblattförmig. Zwei sehr ungleiche oder bloß ein einziger Schließmuskel.

Fam. *Aviculidae.* Schalen schief, ungleichklappig mit dicker Perlmutterlage. Schloßrand gerade, oft mit flügelförmigen Fortsätzen, zahnlos oder mit schwachen

Zähnen (Fig. 731). Fuß klein mit Byssus. Vorderer Schließmuskel fehlt meist. *Avicula hirundo* L. Mittelmeer. *Meleagrina margaritifera* L., Perlmuschel. Ind. Oz. Liefert die wertvollen Perlen sowie die Perlmutter im Handel. *Malleus vulgaris* Lm. Ind. Oz. Hier schließt sich an *Pinna squamosa* Lm., Steckmuschel. Vorderer Adduktor vorhanden. Mittelmeer.

Fam. *Ostreidae.* Schalen ungleich, blättrig, mit schwachem, zahnlosem Schlosse. Die gewölbtere linke Klappe festgewachsen, während die obere rechte Schale wie ein Deckel der unteren Schale aufliegt. Mantel vollständig gespalten und am Rande gefranst. Fuß fehlt. Hermaphroditisch. Siedeln sich meist kolonienweise in den wärmeren Meeren an, wo sie Bänke von bedeutender Ausdehnung bilden können (Austernbänke). *Ostrea edulis* L., Auster, an den europäischen Küsten auf felsigem Meeresgrunde.

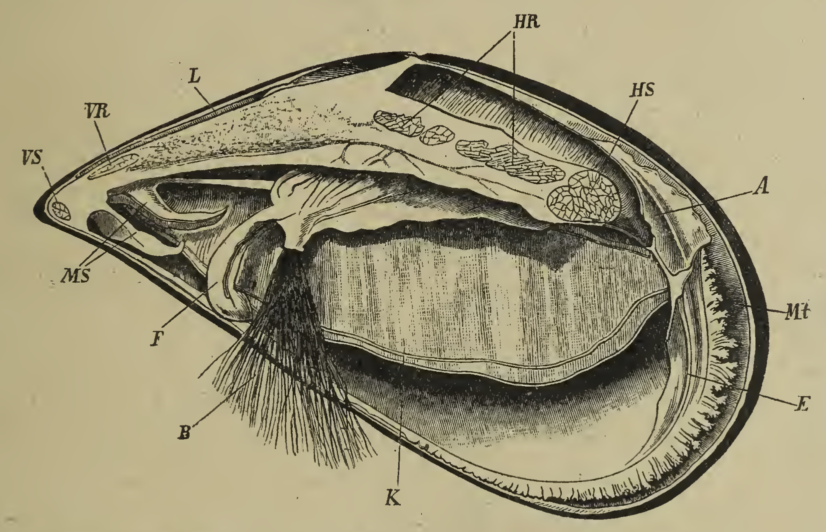


Fig. 743. *Mytilus galloprovincialis,* nach Abhebung von Schalenklappe, Mantellappen und Kieme der linken Seite. $^1/_1$

Mt Mantel, *E* Einfuhrsöffnung, *A* Auswurfsöffnung, *VS* vorderer, *HS* hinterer Adduktor, *VR* vorderer, *HR* hinterer Retraktor, *L* Ligament, *MS* Mundlappen, *F* Fuß, *B* Byssus, *K* rechte Kieme.

Fam. *Mytilidae.* Schalen gleichklappig, meist keilförmig, von starkem Periostracum überzogen, in der Regel ohne Schloß. Vorderer Adduktor klein. Fuß fingerförmig mit starkem Byssus (Fig. 743). *Mytilus edulis* L., Miesmuschel. Nordeurop. Meere. *M. galloprovincialis* Lm. Mittelmeer. *Modiola barbata* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *M. modiolus* L. Nordatl. Oz. *Lithodomus lithophagus* L. Bohrt sich in Gestein, Korallen ein. Mittelmeer.

Fam. *Pectinidae,* Kammuscheln. Schale gleichklappig oder ungleichklappig, mit geradem Schloßrand, häufig mit fächerförmigen Rippen und Leisten. Die Mantelränder tragen zahlreiche Tentakeln und oft Augen. Der kleine Fuß meist mit Byssus. Einige sitzen auch mittels ihrer gewölbten Schalenklappe fest *(Spondylus).* Meist hermaphroditisch. *Pecten varius* L. Europ. Meere. *P. maximus* L. Atl. Oz., Nordsee. *P. jacobaeus* L., Pilgermuschel. *P. glaber* L. *Lima squamosa* Lm. Mittelmeer. *L. hians* Gm. Europ. Meere. Baut sich aus einzeln abgestoßenen Byssusfäden unter Zuhilfenahme von Steinchen ein Nest. *Spondylus gaederopus* L. Mit eigentümlichem Angelschloß. Mittelmeer. Hier schließt sich an *Anomia ephippium* L. Mittels eines verkalkten Byssus befestigt, der von der rechten Schale umwachsen wird, welche daher einen tiefen Sinus zeigt. Mittelmeer.

4. Ordnung. Cephalopoda, Kopffüßer.[1])

Conchiferen mit großem Kopfe, mit meist Saugnäpfe tragenden Armen in der Umgebung des Mundes und trichterförmigem Fuße, mit dorsal erhobenem Eingeweidesack. Schale meist rudimentär. Getrennt-geschlechtlich.

Die Cephalopoden (Fig. 744) besitzen einen großen Kopf, welcher außer einem Paar hochentwickelter Augen bei *Nautilus* (Fig. 756) noch zwei zu Seiten des Auges stehende Fühler aufweist. Der Kopf wird von einem Kreise von Armen umgeben, die zum Ergreifen der Beute, in manchen Fällen auch zum Kriechen dienen und ihrer Innervierung nach dem Fuße angehören. Sie finden sich bei *Nautilus* in großer Zahl an Lappen angeordnet und sind in Scheiden zurückziehbar; durch das an der oralen drüsigen Seite abgeschiedene Sekret fungieren sie als Hafttentakel. Bei den übrigen Cephalopoden erscheinen die Arme auf zehn *(Decapoda)* oder acht *(Octopoda)* reduziert, jedoch mächtig entwickelt und mit Saugnäpfen oder Haken *(Onychoteuthidae, Enoploteuthidae)* an der Mundseite besetzt.

---

[1]) Férussac et d'Orbigny, Histoire naturelle générale et particulière des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles. Paris 1835—1848. J. B. Verany, Mollusques méditerranéens etc.: I. Céphalopodes de la Méditerranée. Gênes 1851. Jap. Steenstrup, Hectocotylus-dannelsen hos Octopodslaegterne etc. K. Danks. Vidensk. Selsk. Skr. 1856. Übers. in Arch. f. Naturg. 1856. A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844. J. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb. VI. 1880. C. Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. zool. Inst. Wien. V. 1884. W. E. Hoyle, Report on the Cephalopoda coll. by H. M. S. Challenger. Chall. Rep. XVI. 1886. S. Watase, Studies on Cephalopods. Journ. Morph. IV. 1891. E. Korschelt, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Festschr. f. Leuckart. Leipzig 1892. L. Joubin, Nouvelles recherches sur l'appareil lumineux des Céphalopodes. Rennes 1894. A. Appellöf, Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Svenska Akad. Handl. XXV. 1894. G. Jatta, I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. Fauna u. Flora Neapel. XXIII. 1896. L. E. Griffin, The Anatomy of Nautilus pompilius. Mem. Acad. Washington. VIII. 1898. V. Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. XIV. 1900. H. Rabl, Über Bau und Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden. Sitzgsb. Akad. Wien. 1900. W. Marchand, Studien über Cephalopoden. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVI. 1907, II. Zoologica 1913. W. Döring, Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCI. 1908. C. Chun, Die Cephalopoden. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exp. XVIII. 1910. Spirula australis. Ber. Ges. d. Wiss. Leipzig LXII. 1910. G. Pfeffer, Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Wiss. Ergebn. Plankt.-Exp. 1912. R. Hillig, Das Nervensystem von Sepia officinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. CI. 1912. G. Grimpe, Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalopoden. I. Ebenda. CIV. 1913. Vergl. außerdem die Arbeiten von Grenacher, Owen, Haller, Vigelius, Ficalbi, Bobretzky, Brooks, Owsjannikow u. Kowalevsky, Hamlyn-Harris, Girod, Meyer, Distaso, Teichmann, Naef, Richter, Ebersbach, Pfefferkorn u. a.

Unter den zehn Armen der Dekapoden sind zwei zu langen, bei manchen Formen in Taschen zurückziehbaren Fangarmen (sog. Tentakeln) ausgebildet, die nur an ihrem freien Ende Saugnäpfe tragen. Zuweilen findet sich zwischen der Basis der Arme eine Hautfalte, so daß der Armapparat um die Mundöffnung einen Trichter bildet, dessen Raum bei der Bewegung verengt und erweitert wird (Fig. 745).

Wie Leuckart zuerst gezeigt hat, ist die Länge des Eingeweidesackes als die Höhe desselben, somit sein äußerstes Ende als die Spitze des Rückens zu deuten. Die beim Schwimmen der Tiere scheinbare Rückenfläche des Eingeweidesackes ist demnach als die vordere aufsteigende Fläche des Rückens, die scheinbare Bauchfläche als die hintere absteigende Fläche desselben anzusehen, die Lage des Afters bezeichnet das hintere Körperende. Auf der hinteren, in natürlicher Lage ventralen Seite des Leibes liegt die Mantelhöhle; die hintere Mantelwand ist zuweilen *(Decapoda)* seitlich durch Haftnäpfe an der Trichterbasis befestigt. Bei *Dekapoden* und *Cirroteuthis* trägt der Mantel seitliche Flossen.

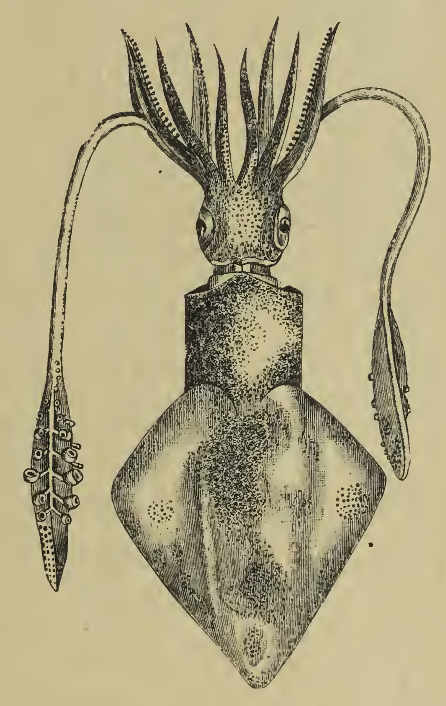


Fig. 744. *Loligo vulgaris* (nach Verany). ca. $^1/_5$.

Der Fuß erhebt sich an der Bauchseite aus der breiten Mantelspalte und erscheint dütenförmig *(Nautilus)* (Fig. 756) oder durch Verwachsung der Seitenränder zu einem Trichterrohre umgestaltet, das mit seiner breiten Basis in die Mantelhöhle hineinreicht (Fig. 751); er fungiert im Vereine mit der kräftigen Mantelmuskulatur als Lokomotionsorgan, indem das Atemwasser durch die Kontraktion des Mantels aus dem Trichter stoßweise entleert wird; infolge des Rückstoßes schießt das Tier nach rückwärts im Wasser fort. Im Inneren des Trichters findet sich bei *Nautilus* sowie den meisten *Decapoden* eine Klappe und allgemein eine Schleimdrüse (Müllersches Organ). Morphologisch entspricht der düten- oder trichterförmige Fuß übereinandergelegten, bezw. verwachsenen Parapodien, während die Trichterklappe aus dem Mittelteile des Fußes hervorgegangen ist.

Eine äußere umfangreiche Schale findet sich unter den heute lebenden Cephalopoden nur bei *Nautilus*, wo sie dorsalwärts spiralig eingerollt und durch Querscheidewände in Kammern geteilt ist, von denen die

äußerste größte dem Tiere zur Wohnung dient (Fig. 756). Die übrigen kontinuierlich sich verjüngenden Kammern sind mit Luft erfüllt, bleiben aber durch eine die Scheidewände durchsetzende zentrale Röhre (Sipho), welche ein Fortsatz des Tierkörpers durchzieht, mit diesem in Verbindung.

Sonst ist die Schale stets eine innere. *Spirula* (Fig. 758) besitzt noch eine kleine gekammerte, ventralwärts eingerollte Schale, die dorsal und ventral unter dem hier verdünnten Mantel durchschimmert. Bei allen übrigen Formen ist die Schale rudimentär geworden oder fehlt vollständig. Im ersteren Falle stellt sie meist ein blattförmiges Gebilde (Schulpe) vor (Fig. 751). Bei *Sepia* besteht die Hauptmasse der Schulpe aus parallelen Kalkschichten. Ihr hinterer Napf dürfte dem Rest der gekammerten Schale (sog. Phragmoconus), das kopfwärts gerichtete Schalenblatt dem Proostracum, einer blattförmigen Verlängerung des Phragmoconus, der hintere Stachel dem Rostrum (einer sekundären Auflagerung) der *Belemnitenschale* entsprechen. In anderen Fällen *(Oegopsiden, Loligo)* bildet die Schulpe ein federkielförmiges chitiniges Schalenblatt (Proostracum), bei *Ommastrephes* mit kleinem Endkonus (Phragmoconusrest). Endlich kann die Schale zu kleinen paarigen Stäbchen rückgebildet sein *(Polypus, Eledone)* oder vollständig fehlen. Unter den Octopoda besitzt das Weibchen von *Argonauta* eine ungekammerte, dorsalwärts eingekrümmte Schale, in welcher das Tier frei steckt und die von dem großen flächenhaft entwickelten Armpaar abgeschieden werden soll (Fig. 759); es würde sich hier somit um eine sekundäre Schalenbildung handeln, die mit der Mantelschale nichts zu tun hat.

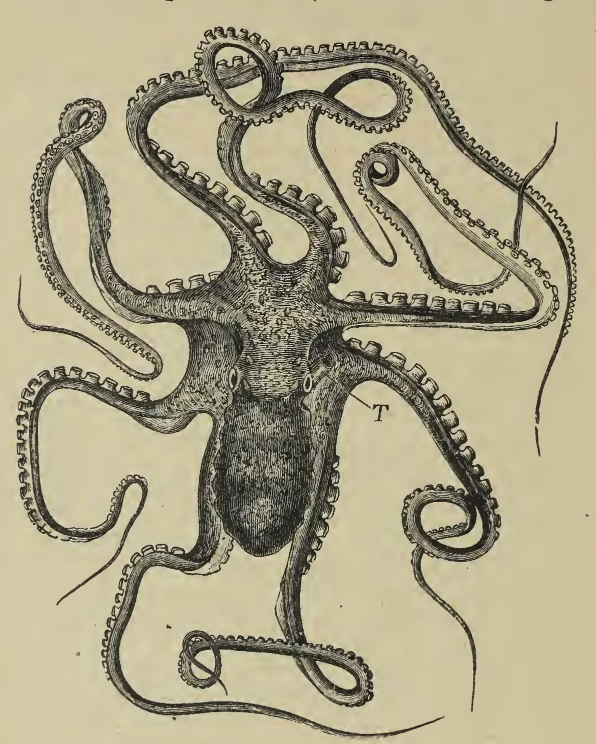


Fig. 745. *Polypus (Octopus) macropus,* kriechend (nach Verany). $^1/_3$
T Trichter.

Die Verbindung zwischen Tier und Schale erfolgt durch an die Schale befestigte Retraktoren; die gleichen Muskeln erhalten sich auch bei den übrigen Cephalopoden.

Die Unterhaut der Cephalopoden ist Sitz der das bekannte Farbenspiel veranlassenden *Chromatophoren.* Es sind sackförmige Pigmentzellen, an deren Hülle sich zahlreiche radiäre Muskelfasern befestigen. Kontrahieren sich letztere, so bildet die Zelle Ausläufer, in die sich der Farbstoff peripherisch verteilt. Bei Expansion der Muskeln zieht sich die Zelle wieder zu ihrer kugeligen Form zusammen und der Farbstoff konzentriert sich auf

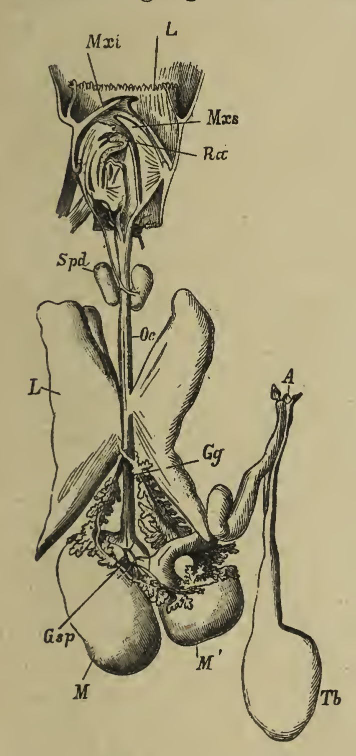


Fig. 746. Verdauungsapparat von *Sepia officinalis* (nach Keferstein, kombiniert).

L Buccalmembran, *Mxi* unterer, *Mxs* oberer Kiefer, *Ra* Radula, *Spd* Speicheldrüse, *Oe* Oesophagus, *L* Leber, *Gg* Lebergänge mit den pankreatischen Anhängen, *Gsp* Ganglion gastricum, *M* Magen, *M'* Magenblindsack, *A* After, *Tb* Tintenbeutel.

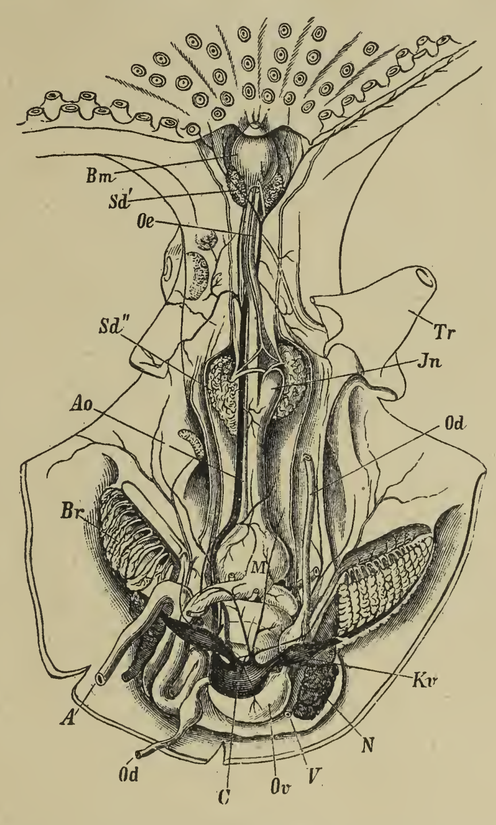


Fig. 747. Anatomie von *Polypus (Octopus) vulgaris,* die Leber entfernt (nach M. Edwards).

Bm Buccalmasse, *Sd'*, *Sd''* Speicheldrüsen, *Oe* Oesophagus, *Jn* Kropf, *M* Magen, *A* zurückgeschlagener Afterdarm, *Tr* Trichter, *Br* Kiemen, *Ov* Ovarium, *Od* Oviducte, *N* Niere, *Kv* Kiemenvene, *C* Herzkammer, *Ao* Aorta, *V* Vene.

einen geringen Raum. Zu diesen von einem besonderen Innervationszentrum (am Stiele des Ganglion opticum) abhängigen Chromatophoren kommt eine tiefer liegende Schichte von Zellen (Iridocysten) mit kleinen glänzenden Flitterchen, deren Interferenzfarben die Haut ihren Schiller und Silberglanz verdankt. Leuchtorgane finden sich bei *Oegopsiden* der Tiefsee *(Histioteuthis, Abraliopsis* u. a.) (Fig. 757).

Die Cephalopoden besitzen auch innere Knorpelskeletteile. So findet man einen Kopfknorpel zum Schutze des Zentralnervensystems und der

Statocysten. Dazu kommen noch Augenknorpel, ein sog. Armknorpel und Nackenknorpel, verschiedene Knorpel am Verschlusse des Mantels und Flossenknorpel als Stütze der Flossen.

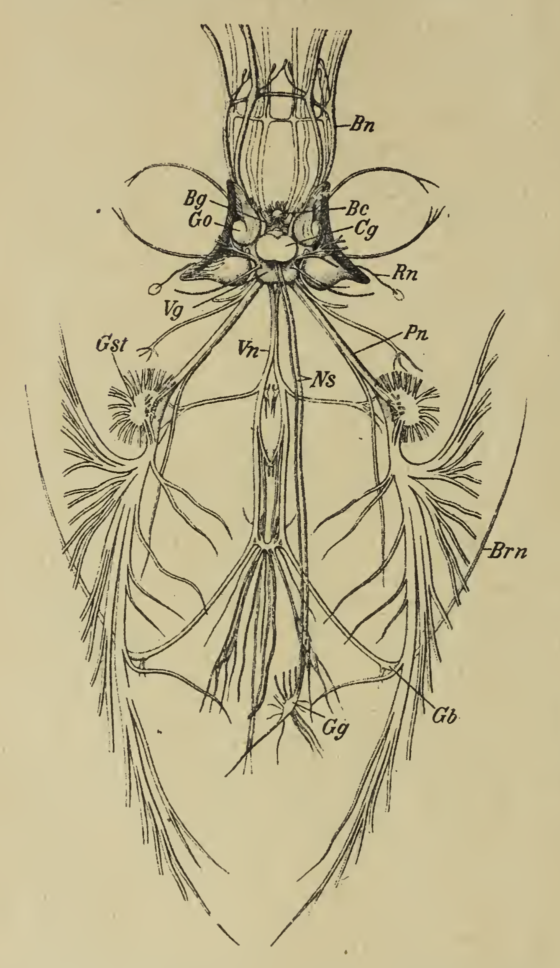


Fig. 748. Nervensystem von *Sepia officinalis* (nach Hillig, etwas vereinfacht).

Bc oberes Buccalganglion, *Bg* Brachialganglion, *Bn* Tentakelnerven *Brn* Kiemennerv, *Cg* Cerebralganglion, *Gb* Kiemenganglion, *Gg* Ganglion gastricum, *Go* Augenganglion, *Gst* Ganglion stellatum, *Ns* Nervus sympathicus, *Pn* Mantelnerv, *Rn* Nervus olfactorius, *Vg* Visceralganglion, *Vn* Visceralnerven.

Im Zentrum der Arme liegt die Mundöffnung (Fig. 746), von einer ringförmigen Hautfalte, der Buccalmembran, umgeben und mit kräftigen Kiefern bewaffnet, welche als hornige Ober- und Unterkiefer in Gestalt eines umgekehrten Papageienschnabels hervorragen. Die (einigen *Cirroteuthiden* fehlende) Radula trägt in jedem Gliede einen Mittelzahn und jederseits drei lange, hakenförmige Seitenzähne, zu denen auch noch flache zahnlose Platten hinzutreten können. In die Mundhöhle münden meist zwei Paare von Speicheldrüsen. Der lange Oesophagus bleibt entweder eine einfache Röhre oder bildet *(Nautilus, Octopoden)* vor dem Übergange in den Magen eine kropfartige Erweiterung (Fig. 747). Der Magen hat eine meist kugelige Form und eine innere, in Längsfalten oder Zotten erhobene Auskleidung. Neben der Übergangsstelle in den Darm entspringt ein umfangreicher, zuweilen spiral gewundener Blindsack, welcher die Ausführungsgänge der mächtigen paarigen Leber aufnimmt. Die Lebergänge sind bei den *Dekapoden* mit Drüsenläppchen (sog. pankreatische Anhänge) besetzt und ragen, vom Nierenepithel bedeckt, in die Niere (Fig. 751); bei den *Octopoden* finden sich diese Drüsenanhänge am Anfange der Lebergänge zusammengedrängt. An der Afteröffnung mündet fast allgemein eine vom Rectum aus sich entwickelnde Anhangsdrüse, der Tintenbeutel; er besitzt die Gestalt eines birnförmigen gestielten

Sackes und produziert ein schwarzes Sekret (Tinte), welches entleert das Tier in eine schwarze Wolke hüllt und vor Nachstellungen größerer Seetiere schützen kann.

Als Respirationsorgane finden sich an den Seiten des Eingeweidesackes in der Mantelhöhle entweder zwei *(Dibranchiaten)* oder vier *(Tetrabranchiaten)* doppelfiederige Kiemen. Das Herz liegt im oberen (hinteren) Teile des Eingeweidesackes und nimmt seitlich ebenso viele Kiemenvenen (sog. Vorhöfe) auf, als Kiemen vorhanden sind (Fig. 747, 749). Nach vorne entsendet es eine große Aorta (Aorta cephalica), die in ihrem Verlaufe Äste an den vorderen Teil des Mantels, Darmkanal und Trichter abgibt und sich im Kopfe in Gefäßstämme für Augen, Lippen und Arme auflöst. Außerdem tritt aus dem Herzen eine hintere Eingeweidearterie sowie meist eine gesonderte Genitalarterie aus. Die in allen Organen reich entwickelten Kapillarnetze gehen teils in Blutsinus, teils in Venen über, welche sich in einer großen vorderen sog. Hohlvene sowie in seitlichen Venen sammeln. Erstere teilt sich gabelförmig in zwei oder *(Nautilus)* vier, das Blut zu den Kiemen führende, die seitlichen Venen aufnehmende Stämme, die sog. Kiemenarterien, deren Wandung *(Nautilus* ausgenommen) vor ihrem Eintritt in die Kiemen regelmäßig pulsierende Kiemenherzen bildet. Bei den Cephalopoden gelangt alles Blut durch die Kiemen zum Herzen. In dem Ligamente der Kieme findet sich bei den Dibranchiaten eine Blutdrüse (Kiemenmilz).

Das Nervensystem (Fig. 748) zeichnet sich durch große Konzentration aus. Es besteht bei *Nautilus* aus kurzen, dem Kopfknorpel aufgelagerten Cerebral-, Pedal- und Visceralstrang, bei den *Dibranchiaten* aus dicht um den Schlund zusammengedrängten und in dem Kopfknorpel vollständig eingeschlossenen Cerebral-, Pedal- und Visceralganglien. Mit dem Cerebralganglion hängt ein kleines, vor ihm über dem Schlund gelegenes Ganglion buccale superius zusammen, von dem die Buccalkommissur mit zwei aneinander gelagerten Ganglien (Ganglion buccale inferius) sowie eine Kommissur zum Brachialganglion ausgeht. Vom Pedalganglion entspringt der Trichternerv und das große Brachialganglion mit den Nerven für die Arme. Die äußerlich nicht abgesetzten Pleuralganglien (Pleuralzentren) entsenden die Mantelnerven, in deren Verlauf das Ganglion stellatum auftritt, sowie die Visceralnerven mit eingelagerten besonderen Kiemenganglien. Vom unteren Buccalganglion entspringen zwei Eingeweidenerven, die längs des Oesophagus zu dem am Magen gelegenen Ganglion gastricum gehen (Fig. 746).

Von Sinnesorganen finden sich stets große, zu Seiten des Kopfes gelegene Augen. Bei *Nautilus* ist das Auge ein tiefer Becher ohne lichtbrechenden Apparat, bei den übrigen Cephalopoden ein Blasenauge von hoher Komplikation (vgl. S. 154, Fig. 114). Es liegt hier in einer besonderen, teilweise vom Kopfknorpel gebildeten Orbita und wird von weiteren Knorpeln gestützt. Die vordere Augenkammer ist entweder durch eine ziemlich weite Stelle in der als Cornea bezeichneten Hautfalte nach außen offen *(Oego-*

psida), oder es wird, wie bei den *Myopsida* und *Octopoda,* die Öffnung sehr eng oder vollkommen geschlossen. Die Statocysten liegen bei den *Dibranchiaten* im Kopfknorpel eingeschlossen und enthalten einen großen Statolithen über der Macula statica princeps sowie Maculae neglectae mit Statoconien; außerdem ist eine Crista statica vorhanden. Von der Statocyste geht ein kleiner blindgeschlossener Kanal ab (Rest der Kommunikation mit der Haut). Ein Geruchsorgan liegt ventral vom Auge meist in Form einer Grube; Osphradien sind nur bei *Nautilus* in der Nähe der Kiemen vorhanden.

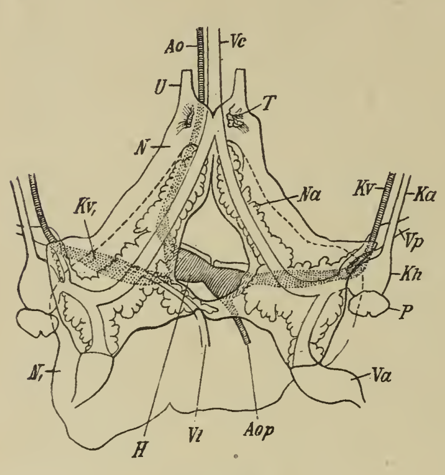


Fig. 749.
Niere und Kreislaufsorgane von *Sepia officinalis* (Original).

Ao vordere, *Aop* hintere Aorta, *H* Herzkammer, *Ka* Kiemenarterie, *Kh* Kiemenherz, *Kv* Kiemenvene, *Kv,* ihr Vorhofsabschnitt, *N* Niere, *N,* vorderer unpaarer Nierensack, *Na* Faltungen der Nierenwand über den Venen (sog. Venenanhänge), *P* Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang), *T* Kommunikation der Niere mit dem Coelom (Nephrostom), *U* Ureter, *Va* Vena abdominalis, *Vc* Vena cava, *Vp* Vena pallialis, *Vt* Vene des Tintenbeutels.

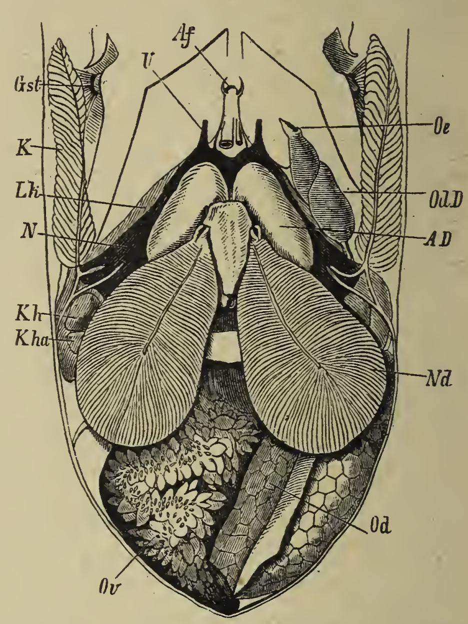


Fig. 750. Anatomie des Rumpfes von *Sepia officinalis* (nach Grobben).

Ov Ovarium im geöffneten Coelom, *Od* Oviduct, *Oe* seine Öffnung, *OdD* Eileiterdrüse, *Nd* Nidamentaldrüse, *AD* accessorische Nidamentaldrüse, *N* Niere, *U* Ureter, *Lk* Coelomkanal, *Kh* Kiemenherz, *Kha* Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse), *K* Kiemen, *Af* After, *Gst* Ganglion stellatum.

Als Excretionsorgan fungieren ein Paar, bei *Nautilus* zwei Paar Nierensäcke mit je einer Ausmündung, zuweilen auf einer Papille, zu Seiten des Afters. Die vordere Wand dieser Säcke ist oberhalb der vorbeiziehenden Venen in Form traubiger Läppchen eingestülpt (sog. Venenanhänge) (Fig. 749, 751). Häufig *(Decapoda)* verschmelzen die beiden Nierensäcke miteinander und stülpen sich überdies zu einem großen unpaaren Nierensacke aus. Eine trichterförmige Kommunikation (Nephrostom) mit dem Coelom liegt in der Nähe der Nierenpapille, *Nautilus* ausgenommen, bei dem das Coelom neben der Öffnung der hinteren Niere direkt nach außen mündet.

Die Coelomhöhle (Fig. 751) ist bei *Nautilus* und den *Decapoden* umfangreich; sie zerfällt in einen ventralen (vorderen) Teil, den Pericardial-

raum, der das Herz enthält, und in einen dorsalen (hinteren) mit ersterem in offener Verbindung stehenden Teil (Genitalhöhle), an dessen Wand die Genitaldrüse liegt. In Seitenkammern des Pericardialraumes liegen die Kiemenherzen (mit Ausnahme von *Nautilus*) sowie an denselben der sog. Kiemenherzanhang, eine Drüse des Coelomepithels (Pericardialdrüse) exkretorischer Funktion. Vom Pericardialraum gehen Coelomkanäle zum

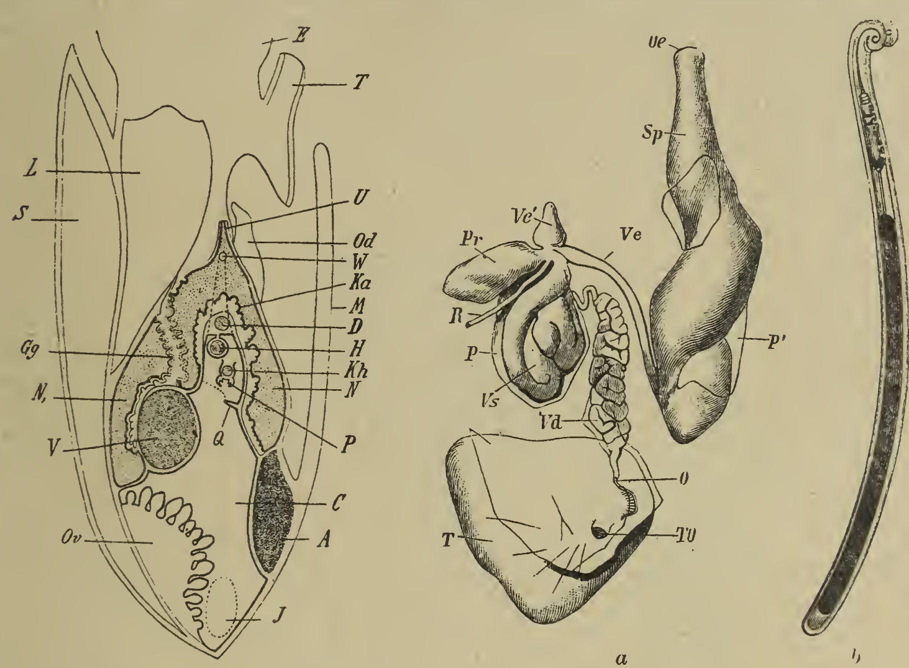


Fig. 751. Schematischer Längsschnitt durch den Eingeweidesack einer weiblichen *Sepia officinalis* (nach Grobben).

E Kopf, *T* Trichter, *S* Schulpe, *M* hintere Mantelwand, *L* Leber, *V* Magen, *A* Tintenbeutel, *U* Nierenpapille, *N* Niere, *N,* vorderer unpaarer Nierensack, *Ka* Faltungen der Nierenwand oberhalb der Venen (sog. Venenanhänge), *Gg* Lebergang mit den pankreatischen Anhängen, *D* Darm, *H* Herzkammer, *Kh* Kiemenherz, *P* Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang), *C* Coelom, *Q* Querfalte der Coelomwand zwischen Pericardial- und Genitalabschnitt des Coeloms, *Ov* Ovarium, *J* innere Öffnung des Ovidukts *(Od)*, *W* Kommunikation der Niere mit dem Coelom (Wimpertrichter).

Fig. 752. *a* Männliche Geschlechtsorgane von *Sepia officinalis* (Original).

T Hoden mit einem Stück Peritoneum, *TO* Öffnung des Hodens in die Coelomhöhle, *Vd* Vas deferens, *O* seine Mündung in die Coelomhöhle, *Vs* Vesicula seminalis, *Pr* Prostata, *R* Seitenröhrchen (Canalis ciliaris), das durch eine Öffnung in die eröffnete sog. Genitaltasche *(P)* führt, *Ve* distaler Teil das Vas deferens, *Ve,* Blindsack des Vas deferens, *Sp* Spermatophorensack (Needhamsche Tasche), *Oe* Geschlechtsöffnung, *P, P'* Abschnitte der Genitaltasche, von welcher der eine *(P)* die Vesicula seminalis aufnimmt.

b Spermatophore von *Sepia* (nach M. Edwards).

Wimpertrichter der Niere. Bei *Nautilus* öffnet sich das Coelom neben der hinteren Nierenöffnung direkt nach außen. Das Coelom der *Octopoden* ist sehr verengt; es beschränkt sich auf die Höhle der Genitaldrüse sowie von ihr zum Nephrostom verlaufende dünne Kanäle mit einem kleinen lateralen Säckchen, das die Pericardialdrüse enthält.

Die Cephalopoden sind getrennten Geschlechts. Männchen und Weibchen zeigen schon äußerlich vornehmlich an einem bestimmten Arme Ge-

schlechtsdifferenzen. Nach der Entdeckung Steenstrups erscheint beim Männchen stets ein bestimmter Arm als Hilfsorgan der Begattung umgestaltet, *hectocotylisiert.* Bei *Spirula* sind beide Arme des 4. (ventralen) Paares hectocotylisiert. Die meisten *Oegopsiden, Sepia, Loligo* zeigen den 4. linken Arm verändert (Fig. 757), die Saugnäpfe an der Armbasis rudimentär *(Sepia); Sepiola* und *Sepietta* das 3. Armpaar des Männchens verstärkt und mit kleineren Saugnäpfen ausgestattet, während der linke (1.)

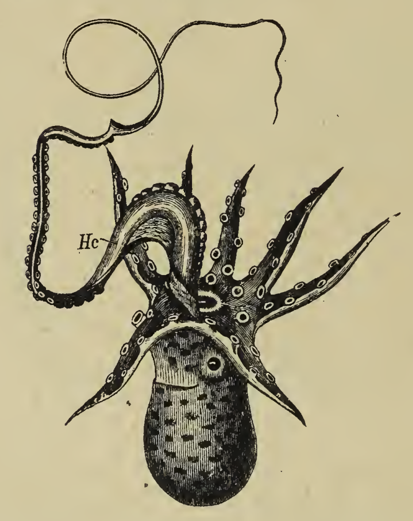


Fig. 753. Männchen von *Argonauta argo* (nach H. Müller). 4/1
Hc Hectocotylus.

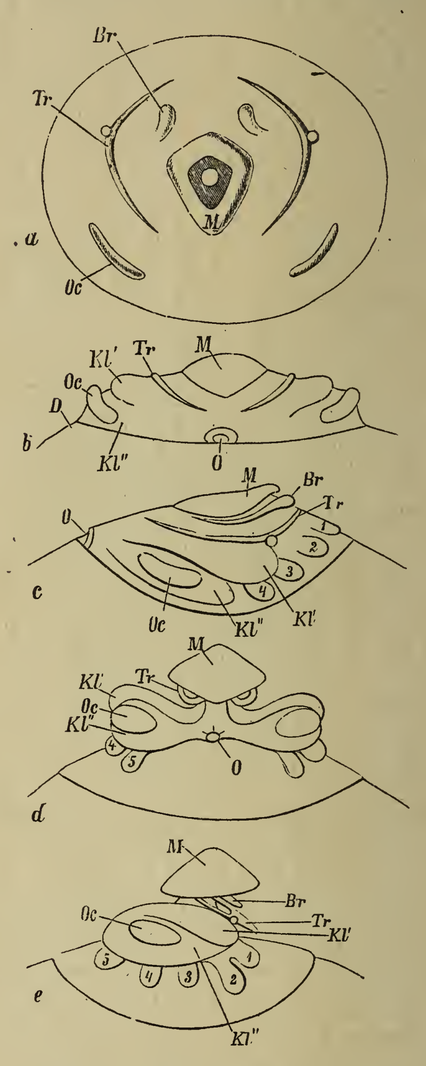


Fig. 754. Entwicklungsstadien von *Sepia officinalis* (nach Kölliker).
a Keimscheibe von oben gesehen. *Br* Kiemen. *Tr* Trichteranlage, *Oc* Auge, *M* Mantel. — *b* Etwas älteres Stadium, von vorne gesehen. *D* Dotter, *Kl'* vorderer, *Kl''* hinterer Kopflappen, *O* Mund. — *c* Späteres Stadium von der Seite. *1—4* Anlagen der Arme. — *d* Älteres Stadium, von vorne gesehen. *5* fünftes Armpaar. — *e* Noch späteres Stadium in seitlicher Ansicht. Die Trichterhälften haben sich vereint.

Dorsalarm hectocotylisiert ist und an der Basis einen besonders gestalteten Apparat besitzt. Bei den *Octopoden* ist fast überall der 3. Arm der rechten Seite hectocotylisiert; bei einigen *(Tremoctopus, Argonauta)* erscheint der männliche Hectocotylusarm (bei *Argonauta* der 3. Arm der linken Seite) als individualisierter Begattungsapparat, der sich mit Spermatophoren füllt, vom männlichen Körper trennt, eine Zeitlang selbständig bewegt und in die Mantelhöhle des Weibchens den Samen überträgt (Fig. 753). Sehr ansehnlich differieren

beide Geschlechter von *Argonauta,* dessen Weibchen sich durch bedeutendere Körpergröße sowie den Besitz einer äußeren Schale dem kleinen schalenlosen Männchen gegenüber auszeichnet (Fig. 753 und 759). Das Männchen von *Nautilus* ist durch den sog. Spadix unterschieden, der sich aus den vier ventralen linksseitigen umgewandelten Tentakeln aufbaut.

Die Höhle der stets unpaaren, in der Spitze des Eingeweidesackes gelegenen Genitaldrüse bildet einen Teil des Coeloms und steht mit dem Pericardialraum in offener Kommunikation (Fig. 751); die Genitaldrüse stellt ein Keimlager vor, dessen Produkte in das Coelom fallen und aus demselben durch die gesondert einmündenden Ausführungsgänge aufgenommen werden. Die Ovidukte sind bei fast allen *Oegopsiden* und *Octopoden* sowie bei *Nautilus* paarig, bei letzterem aber der linke rudimentär. In allen übrigen

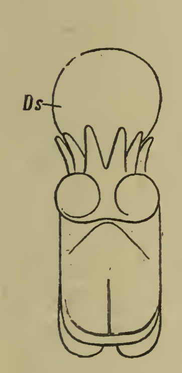


Fig. 755. Fast reifer Embryo von *Sepia officinalis* (nach Kölliker).
Ds Dottersack.

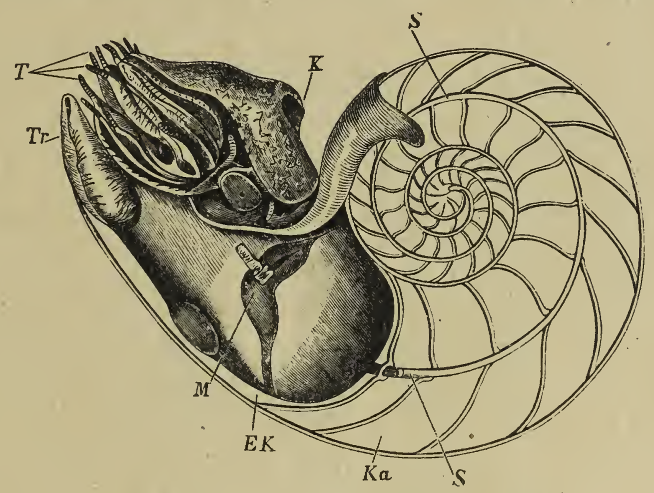


Fig. 756. *Nautilus* (aus régne animal). $^2/_5$
T Kopfarme, *K* Kopfkappe, *Tr* Trichter, *Ka* Kammern, *EK* Endkammer der Schale, *S* Sipho, *M* Schalenmuskel.

Fällen ist nur ein linksseitiger Eileiter vorhanden (Fig. 750). Im Verlaufe des Oviduktes findet sich eine rundliche Drüse. Dazu kommen noch bei den *Decapoden* und *Nautilus* Drüsen der Mantelhöhle, die *Nidamentaldrüsen,* welche in der Nähe der Geschlechtsöffnung ausmünden und einen Kittstoff zur Umhüllung und Verbindung der Eier sezernieren. Die Eier werden zuweilen einzeln *(Polypus, Sepia)* von langgestielten Kapseln umhüllt und bilden nebeneinander an fremden Gegenständen des Meeres abgelegt die sog. Seetrauben; in anderen Fällen liegen sie in einen gallertigen Laich in großer Zahl eingeschlossen.

Der männliche Genitalgang (Fig. 752 *a*) ist mit Ausnahme von *Nautilus,* wo er beiderseits vorhanden, aber nur der rechte in Funktion ist, stets unpaar und linksseitig. Man unterscheidet an ihm einen engen, vielfach gewundenen Abschnitt (Samenleiter), eine erweiterte lange Samenblase mit Prostatadrüse an ihrem Ende und einen geräumigen Spermatophoren-

sack, die Needhamsche Tasche, welche durch eine Papille in die Mantelhöhle ausmündet. Bei den *Decapoden* geht vom Ende der Samenblase ein Röhrchen (Canalis ciliaris) aus, das sich in einen besonderen Sack, die sog. Genitaltasche, in welcher Vesicula seminalis, Prostata und Blindsack des Vas deferens liegen, öffnet. Die Genitaltasche entsteht von der Haut aus und bleibt bei *Oegopsiden* weit offen, während sie sich bei *Myopsiden,* ebenso bei *Octopoden* schließt. Die Samenmassen werden in Spermatophoren (Fig. 752 *b*) eingeschlossen, welche durch Vermittlung des Hectocotylusarmes an den weiblichen Körper gebracht werden.

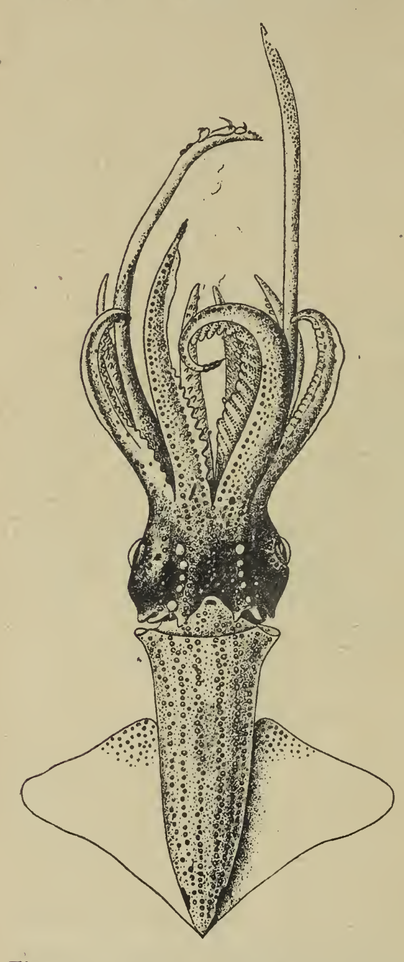


Fig. 757. *Abraliopsis morisi,* Männchen, mit hectocotylisiertem Arm und Leuchtorganen (nach Chun). $^2/_1$

Die Entwicklung ist direkt und wird durch eine discoidale, auffällig symmetrische Dotterfurchung eingeleitet (Fig. 192). Es bildet sich eine Keimscheibe aus, die sich während ihrer weiteren Entwicklung von dem ventralen Teile des Keimes, der sich zum Dottersack gestaltet, mehr und mehr abschnürt. An der Embryonalanlage (Fig. 754) entstehen der Mantel, zu dessen Seiten die beiden Trichterlappen, sodann zwischen diesen und dem Mantel die Kiemen. Ebenfalls seitlich, aber außerhalb der Trichterhälften, erheben sich die Anlagen des Kopfes, als zwei Paare länglicher Lappen, und am äußeren ventralen Rande des Keimes die Anlagen der Arme. Mit der weiteren Entwicklung überwächst der Mantel die Kiemen und die Trichterhälften, welche zur Bildung des Trichters verschmelzen. Der zwischen den Armen vorragende Dottersack (Fig. 755) bildet sich allmählich bis zur Zeit des Ausschlüpfens zurück. Gleichzeitig gelangt durch dorsales Vorrücken der Arme der ursprünglich außerhalb der Armanlagen gelegene Mund inmitten der Arme.

Die Cephalopoden sind Meeresbewohner und gute Schwimmer, welche teils an den Küsten, teils auf hoher See, viele in großen Tiefen leben und sich vom Fleische anderer Tiere, besonders Crustaceen, ernähren. Einige erreichen eine sehr bedeutende Größe (*Architeuthis* wird mit ausgestreckten Fangarmen bis 18 *m* lang). Von Cephalopoden findet das Fleisch, dann der

Farbstoff des Tintenbeutels (Sepia) und die Rückenschulpe (Os sepiae) Verwendung. Von der ältesten silurischen Periode an kommen Cephalopoden *(Belemniten, Ammoniten)* in allen Formationen als wichtige Charakterversteinerungen vor.

1. Unterordnung. *Tetrabranchiata.* Cephalopoden mit vier Kiemen, mit zahlreichen retraktilen Tentakeln um den Kopf, mit dütenförmigem Fuße und vielkammeriger äußerer Schale.

Eigentümlich verhält sich die Kopfbewaffnung, indem eine große Zahl von fadenförmigen, drüsigen, in Scheiden retraktilen Tentakeln die Mundöffnung umstellen (Fig. 756). Man unterscheidet jederseits 19 äußere Tentakel, von denen das rückenständige Paar eine Art Kopfkappe bildet, wel-

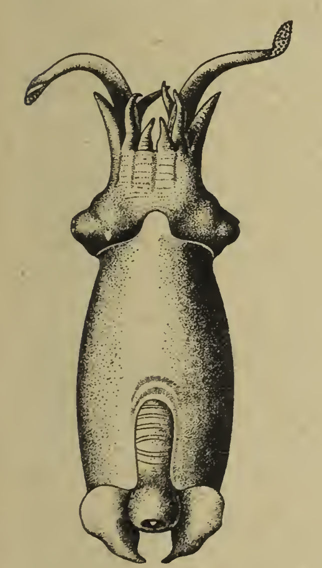


Fig. 758. *Spirula australis* (nach Chun). $^1/_1$

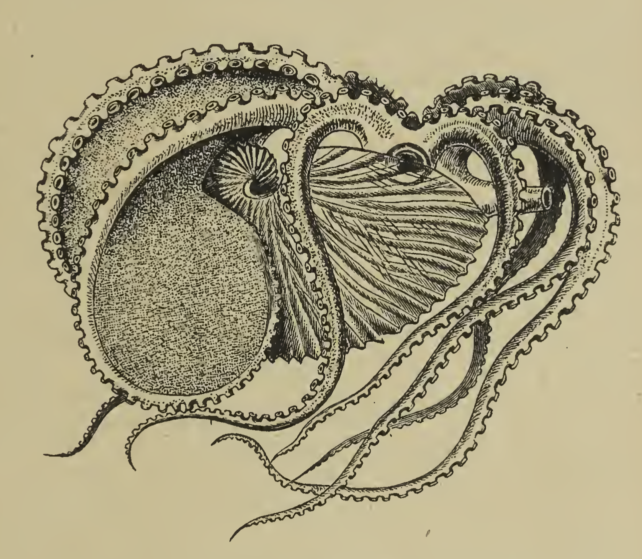


Fig. 759. *Argonauta argo,* Weibchen, schwimmend (aus Brehm). $^3/_5$

che die Mündung der Schale verschließen kann; dazu kommen jederseits 12 innere Tentakel, von denen sich die vier ventralen linksseitigen beim Männchen zum sog. Spadix umwandeln. Beim Weibchen finden sich innerhalb der letzteren noch an jeder Seite 14 bis 15 bauchständige Lippententakel. Die Augen sind gestielt und entbehren aller brechenden Medien. Der Trichter bildet ein zusammengerolltes Blatt mit freien unverwachsenen Rändern und besitzt eine Klappe. Ein Tintenbeutel fehlt. Die Kiemen sind in Vierzahl vorhanden, ebenso die Kiemengefäße und die Nierensäcke. Kiemenherzen fehlen.

Die dicke äußere Schale der Tetrabranchiaten ist in ihrem hinteren Teile durch Querscheidewände in zahlreiche mit Luft gefüllte Kammern geteilt, welche von dem Sipho durchsetzt werden, und besteht aus einer äußeren, häufig gefärbten Kalkschichte und einer inneren Perlmutterlage.

Fam. *Nautilidae.* Scheidewände der Schalenkammern einfach gebogen, nach vorn konkav. Siphonaltuten nach hinten gerichtet. *Nautilus pompilius* L. Still. Oz.

Hier schließen sich die fossilen *Orthoceratidae* und *Ascoceratidae* an. Wahrscheinlich waren auch die fossilen, mit Ende der mesozoischen Ära erlöschenden *Ammonoideen* tetrabranchiat.

2. Unterordnung. *Dibranchiata.* Cephalopoden mit zwei Kiemen, acht bis zehn saugnapf- oder hakentragenden Armen um den Kopf, mit trichterförmigem Fuße und reduzierter Schale.

Die *Dibranchiaten* besitzen acht mit Saugnäpfen oder Haken bewaffnete Arme, zu denen bei den Dekapoden noch zwei lange Tentakel zwischen dem dritten und vierten Armpaare hinzukommen. Es finden sich nur zwei Kiemen, deren Zahl die der Kiemengefäße und Nieren entspricht. Der Trichter ist geschlossen. Tintenbeutel meist vorhanden. Der Körper ist nackt, die Schale reduziert und eine innere; sie fehlt bei manchen Formen vollständig. Eine sekundäre äußere Schale besitzt das Weibchen von *Argonauta.*

1. Sektion. *Decapoda.* Außer den acht Armen zwei lange Tentakel. Saugnäpfe gestielt und mit Chitinringen versehen. Der Mantel trägt zwei seitliche Flossen. Innere Schale gewöhnlich vorhanden.

1. Tribus. *Oegopsida.* Augen mit weit geöffneter Hornhaut. Fangarme (Tentakel) nicht retraktil.

Fam. *Ommastrephidae.* Körper schlank. Kopf und Armapparat groß. Saugnäpfe mit gezähntem Ring. Schulpe kielförmig mit kleinem Endkonus. *Ommastrephes sagittatus* Lm. Mittelmeer, Atl. Oz. *Stenoteuthis bartrami* Lsr. In allen wärmeren Meeren. Hier schließt sich an *Thysanoteuthis rhombus* Trosch. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Onychoteuthidae.* Körper schlank, Hinterende spitz. Arme mit Haken an Stelle aller oder der meisten Saugnäpfe. *Onychoteuthis banksi* Leach. Weit verbreitet. *Ancistroteuthis lichtensteini* Orb. Mittelmeer.

Fam. *Enoploteuthidae.* Armapparat kräftig. Augen groß. Saugnäpfe meist in Haken umgewandelt. Häufig mit Leuchtorganen. *Octopodoteuthis (Veranya) sicula* Rüpp. Die Tentakel gehen bei dem ausgebildeten Tiere verloren. Mittelmeer. *Enoploteuthis leptura* Leach. *Abraliopsis morisi* Ver. Ind. Oz. (Fig. 757). Hier schließt sich an *Histioteuthis rüppelli* Ver. Mit Leuchtorganen. Mittelmeer, Atl. Oz. Ferner *Architeuthis* Steenstr. Atl. Oz. Größte lebende Cephalopoden, mit ausgestreckten Fangarmen bis 18 *m* lang.

Fam. *Cranchiidae.* Arme sehr kurz. Flossen klein, am Ende des Körpers. Augen vorspringend. *Cranchia scabra* Leach, Tiefsee, in den wärmeren Meeren.

2. Tribus. *Myopsida.* Augen (*Spirula* ausgenommen) mit bis auf einen kleinen Porus oder vollkommen geschlossener Hornhaut.

Fam. *Loliginidae.* Körper ziemlich lang, konisch. Flossen groß. Fangarme nicht retraktil. Schulpe chitinig, kielfederförmig. Zipfel der Buccalmembran zuweilen mit Saugnäpfen. *Loligo vulgaris* Lm. Atl. Oz., Mittelmeer (Fig. 744). *Sepioteuthis sepioidea* Blainv. Ind. Oz.

Fam. *Sepiolidae.* Körper kurz, hinten abgerundet, mit rundlichen Flossen, Schulpe rudimentär oder fehlend. Fangarme retraktil. *Sepietta oweniana* Orb. Atl. Oz., Mittelmeer. *Sepiola rondeleti* Steenstr. *Rossia macrosoma* Chiaje. Mittelmeer.

Fam. *Spirulidae.* Mit innerer kleiner, ventralwärts eingerollter gekammerter, mit einem Sipho versehener Schale, die dorsal und ventral durch den hier verdünnten

Mantel durchschimmert (Fig. 758). Zwischen den Flossen die sog. Terminalscheibe mit zentralem Leuchtorgan (Chun). Öffnung der Hornhaut groß. *Spirula australis* Lm. (*peroni* Lm.). Tiefsee. Pazif. Oz. (Fig. 758). Verwandt sind die fossilen *Belemnitidae.*

Fam. *Sepiidae.* Körper oval, mit langen Seitenflossen. Schulpe kalkig. Fangarme retraktil. *Sepia officinalis* L., Tintenfisch. Europ. Meere.

2. Sektion. *Octopoda.* Die beiden Tentakel fehlen. Die acht Arme groß, mit sitzenden Saugnäpfen ohne Chitinring. Der kurze rundliche Körper entbehrt in der Regel der inneren Schulpe und der Flossenanhänge. Mantel durch ein breites Nackenband an den Kopf befestigt. Trichter ohne Klappe.

Fam. *Cirroteuthidae.* Die Arme bis fast zur Spitze durch eine Membran verbunden, tragen auch Filamente. Körper mit flügelförmigen Seitenflossen. Ein unpaares Schalenrudiment vorhanden. Radula zuweilen rudimentär oder fehlend. Tintenbeutel fehlt. *Cirroteuthis mülleri* Eschr. Grönland. *Cirrothauma murrayi* Chun, mit weitgehend reduziertem Auge. Tiefsee, Nordatl. Oz. *Opisthoteuthis* Verrill.

Fam. *Polypodidae.* Arme groß, untereinander gleich, durch eine kurze Membran an der Basis verbunden. Schalenrudimente als kleine stäbchenförmige Gebilde erhalten. *Polypus (Octopus) vulgaris* Lm. Kosmopolit. *P. macropus* Risso. Mittelmeer, Ind. Oz. (Fig. 745). *Moschites (Eledone) moschata* Lm. Saugnäpfe an den Armen einreihig. Riecht nach Moschus. Mittelmeer.

Fam. *Tremoctopodidae (Philonexidae).* Zeichnen sich durch einen sich ablösenden Hectocotylusarm aus. *Tremoctopus (Philonexis) violaceus* Chiaje. *Ocythoë tuberculata* Raf. Mittelmeer. Hier schließt sich an *Argonauta argo* L., Papierboot. Das Weibchen mit membranösen Verbreiterungen der Rückenarme, trägt eine dünne, kahnförmige, spirale, nicht gekammerte sekundäre Schale. Männchen viel kleiner, schalenlos. Atl. Oz., Mittelmeer (Fig. 753, 759).

5. Kladus. **Tentaculata (Molluscoidea), Kranzfühler.**

Meist festsitzende, seltener in Röhren lebende Protostomier ohne Metamerie, mit bewimpertem, den Mund umgebendem Tentakelapparat, mit als Röhre oder als anliegende Cyste oder zweiklappige Schale entwickelter Cuticularbedeckung, mit einfachem Ganglion oder mit supra- und suboesophagealem Ganglion, mit oder ohne Blutgefäßsystem, mit geräumiger Coelomhöhle, in deren Wand die Genitalprodukte liegen.

In der Gruppe der *Tentaculata* erscheinen die in Röhren lebenden *Phoronidea,* die festsitzenden stockbildenden *Bryozoa (Ectoprocta)* sowie die mit Schalen versehenen *Brachiopoda* vereinigt. Ihre verwandtschaftlichen Beziehungen mit den Protostomiern sind zuvörderst in dem Verhalten des Urmundes begründet, auch zeigen die Larven einige Charaktere der Trochophora. Von einer Anzahl von Forschern wird aber die Auffassung vertreten, daß die *Tentaculata* auch Beziehungen zu den Deuterostomiern *(Pterobranchia)* besitzen, was durch entwicklungsgeschichtliche Momente (Entstehung des Mesoderms durch Faltung vom Entoderm bei *Brachiopoden,* gewisse Übereinstimmungen der *Bugula*larve mit jener von *Cephalodiscus)* gestützt wird.

I. Klasse. **Phoronidea.**[1])

In Röhren lebende Tentaculaten von wurmförmiger Gestalt mit an einem hufeisenförmigen Träger angeordnetem Tentakelapparat, mit geschlossenem Blutgefäßsystem. Hermaphroditisch.

Der Körper der Phoronidea (Fig. 760) ist wurmförmig, an seinem Hinterende kolbig angeschwollen und trägt am Vorderende eine Tentakelkrone, welche an einem hufeisenförmigen, dorsal eingebogenen, bei manchen Formen spiral eingerollten Träger (Lophophor) angeordnet ist.

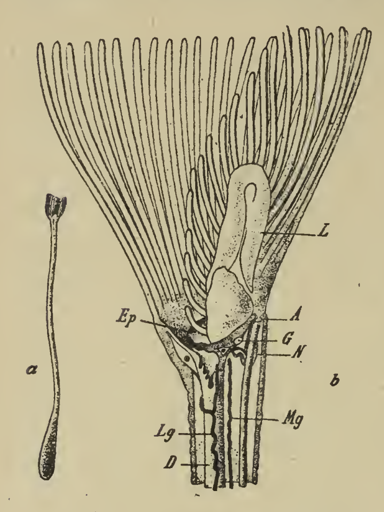


Fig. 760. *Phoronis psammophila* (nach Cori). *a* Ganzes Tier, $^1/_1$ *b* Vorderkörper im Medianschnitt, vergrößert.

L. Lophophor, *Ep* Epistom, *D* Darm, *A* After, *G* Ganglion, *N* Nephridium, *Lg* Lateral- (Ventral-), *Mg* Median- (Dorsal-)gefäß.

Die Haut sondert eine Chitinröhre ab, in welcher das Tier lebt. Unterhalb des Hautepithels folgt der aus Ringfasern und aus inneren Längsmuskelfasern aufgebaute Hautmuskelschlauch. Innerhalb des Tentakelkranzes liegt der Mund, von einem dorsal vorspringenden Deckel (Epistom) überragt. Er führt in einen bis in das Hinterende des Körpers reichenden U-förmigen Darm, an dem sich Oesophagus, Magen und Dünndarm unterscheiden lassen und der dorsal vom Munde außerhalb des Tentakelkranzes im After ausmündet.

Die Phoronidea besitzen eine geräumige Coelomhöhle, die sich durch ein unterhalb des Mundes gelegenes Diaphragma in eine Rumpfhöhle, in welcher der Darm mittels Mesenterien befestigt liegt, und eine vordere Tentakelkronenhöhle gliedert. Es ist ein geschlossenes Blutgefäßsystem vorhanden, das sich aus zwei Längsgefäßstämmen aufbaut, die am Darm verlaufen. Das ventrale (nach links verschobene) Längsgefäß ist mit Blindgefäßen besetzt und geht hinten am Magen in ein Gefäß-

---

[1]) Außer den Arbeiten von Kowalevsky, A. Schneider, Metschnikoff, Caldwell, Mac Intosh, Benham, Shearer u. a. vgl. C. J. Cori, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung Phoronis. Zeitschr. f. wiss. Zool. LI. 1890. R. Roule, Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Ann. sc. nat. 1900. A. T. Masterman, On the Diplochorda. III. The early Development and Anatomy of Phoronis Buskii. Quart. Journ. micr. sc. XLIII. 1900. J. Ikeda, Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of Actinotrocha. Journ. Coll. sc. Tokio. XIII. 1901. E. S. Goodrich, On the Body-Cavities and Nephridia of the Actinotrocha Larva. Quart. Journ. micr. sc. XLVII. 1903. W. K. Brooks and R. P. Cowles, Phoronis architecta: its life history, anatomy and breeding habits. Mem. Nation. Acad. Washington. X. 1906. M. de Selys-Longchamps, Phoronis. Fauna und Flora Neapel. XXX. 1907.

netz über, durch das es mit dem zweiten, dorsalen, zwischen beiden Darmschenkeln gelegenen Gefäßstamm in Verbindung steht. Vorne sind die Gefäße durch einen vor dem Diaphragma gelegenen Gefäßring verbunden, von dem in je einen Tentakel ein Blindgefäß abgeht. Das Blut enthält große rote Blutkörper. Der Peritonealüberzug am hinteren Abschnitte des Ventralgefäßes ist ähnlich wie das Chloragogengewebe der Lumbriciden entwickelt. Zu den Seiten des Afters münden zwei kurze, hinter dem Diaphragma gelegene Nephridien aus, die mit einem Wimpertrichter in das Rumpfcoelom sich öffnen und zugleich der Ausfuhr der Genitalprodukte dienen (Fig. 760). Die Phoronidea sind hermaphroditisch. Die Genitalprodukte liegen im Coelomepithel an den Blindgefäßen des hinteren Körperabschnittes und fallen in die Coelomhöhle, von wo sie durch die Nephridialkanäle nach außen gelangen.

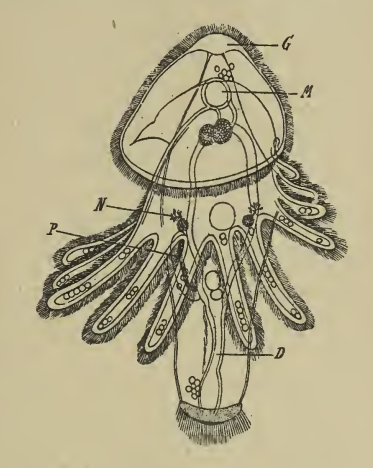


Fig. 761. *Phoronis*larve *(Actinotrocha)* (nach Ikeda). ca. $^{35}/_1$

D Darm, *G* Scheitelplatte (Cerebralganglion), *M* Mund, *N* Nephridium, *P* ventrale Einstülpung (Anlage des Hinterkörpers der Geschlechtsform).

Das Nervensystem liegt subepithelial in der Haut und besteht aus einem dorsal vom Mund gelegenen Cerebralganglion und einem davon ausgehenden, den Vorderarm umfassenden Nervenring, von dem aus noch ein linkerseits verlaufender Längsnerv im Vorderabschnitte des Rumpfes zu verfolgen ist.

Die abgelegten Eier verbleiben während der Entwicklung innerhalb des Tentakelkranzes. Die Entwicklung ist eine Metamorphose. Die als *Actinotrocha* bezeichnete Larve (Fig. 761) besitzt einen großen bewimperten Kopfschirm mit Scheitelplatte sowie einen postoralen Kranz bewimperter Tentakel, wozu ein circumanaler Wimperkranz hinzukommt. Es findet sich bereits das Diaphragma und ein paariges Nephridium (definitives Nephridium). Der hintere, lange Körperabschnitt des ausgebildeten Tieres legt sich an der Ventralseite der Larve als ein eingestülpter Schlauch an, welcher zur Zeit der Verwandlung durch den Einstülpungsporus mit einer ihm folgenden Darmschlinge vorgestülpt wird. Kopfschirm und Tentakelkranz werden rückgebildet, die definitiven Tentakel sind Neubildungen an der Basis der Larvententakel.

Die Phoroniden sind kleine Meerestiere, welche sich kolonienweise ansiedeln.

Fam. *Phoronidae.* Mit dem Charakter der Klasse. *Phoronis hippocrepia* Wright. Atl. Oz. *Ph. psammophila* Cori. Röhre mit Sandkörnchen umgeben. Pantano bei Messina (Fig. 760). *Ph. buski* M'Int. Tentakelkrone spiral eingerollt. Philippinen.

II. Klasse. **Bryozoa (Ectoprocta, Polyzoa), Moostierchen.**[1])

Kleine, stockbildende polypenähnliche Tentaculaten mit hufeisenförmig an einem Lophophor oder kreisförmig angeordnetem Tentakelkranz, mit einer als Ectocyste bezeichneten cuticularen Bedeckung, ohne Blutgefäßsystem, hermaphroditisch.

Die Klasse der Bryozoa umfaßt in der hier gegebenen Abgrenzung bloß die *Ectoprocta,* da die *Entoprocta* trotz vielfacher Ähnlichkeiten, besonders in den Larvenorganen, eine nähere Verwandtschaft mit ersteren nicht besitzen, eine Auffassung, die von Hatschek, Korschelt und Heider vertreten wurde.

Die Ectoprocten bilden baumförmige oder moosähnliche, zuweilen rindenartig fremde Gegenstände überziehende festsitzende (nur *Cristatella* ein freibewegliches) Stöckchen, in denen die kleinen Einzeltiere in gesetzmäßiger Weise vereinigt sind (Fig. 763, 768). In der Regel besitzen die

---

1) G. Busk, Catalogue of Marine Polyzoa in the Collection of the British Museum. London 1852—1875. G. I. Allman, Monograph of the Freshwater Polyzoa. Ray Soc. London 1856. F. A. Smitt, Kritisk förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoer. Öfvers. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm 1865—1867. H. Nitsche, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. Zeitschr. für wiss. Zool. XX, XXI. 1870, 1871. E. Claparède, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen. Ebenda. XXI. 1871. J. Barrois, Recherches sur l'embryologie des Bryozaires. Lille 1877. Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. sc. nat. Paris 1886. Th. Hincks, A History of the British Marine Polyzoa. London 1880. K. Kraepelin, Die deutschen Süßwasserbryozoen. Abh. Naturw. Ver. Hamburg. X, XII. 1887, 1892. F. Braem, Untersuchungen über Bryozoen des süßen Wassers. Bibl. Zool. VI. 1890. Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Zool. XXIII. 1897. Die geschlechtliche Entwickelung von Fredericella sultana etc. Ebenda. LII. 1908. Die Keimung der Statoblasten von Pectinatella und Cristatella. Ebenda. LXVII. 1912. Die Knospung von Paludicella. Arch. Hydrobiol. und Planktonk. IX. 1914. C. B. Davenport, Cristatella: The Origin and Development of the Individual in the Colony. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XX. 1890. Observations on Budding in Paludicella and some other Bryozoa. Ebenda. XXII. 1891. H. Prouho, Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. exp. 1892. O. Seeliger, Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. L. 1890. Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen. Ebenda. LXXXIV. 1906. C. J. Cori, Die Nephridien der Cristatella. Ebenda. LV. 1893. A. Oka, On the so-called Excretory Organ of Fresh-water Polyzoa. Journ. Coll. Sc. Japan. VIII. 1896. S. F. Harmer, On the Occurence of Embryonic Fission in Cyclostomatous Polyzoa. Quart. Journ. micr. sc. XXXIV. 1893. On the Morphology of the Cheilostomata. Ebenda. XLVI. 1902. L. Calvet, Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. Montpellier 1900. H. Kupelwieser, Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des Cyphonautes. Zoologica. XLVII. 1906. G. M. R. Levinsen, Morphological and systematic Studies on the Cheilostomatous Bryozoa. Copenhagen 1909. A. Gerwerzhagen, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. CVII. 1913. Vgl. außerdem die Arbeiten von J. P. van Beneden, Farre, Joliet, Repiachoff, Ostroumoff, Robertson, Ladewig, Zschiesche, Buddenbrock, Herwig u. a.

Stöckchen eine hornartige, häufig auch eine kalkige, seltener gallertige Beschaffenheit; letztere ist abhängig von der besonderen Beschaffenheit des cuticularen Skeletes der Einzeltiere. Jedes Einzeltier besitzt ein Gehäuse (sog. *Zooecium)*, aus dessen Öffnung der weichhäutige Vorderkörper mit dem Tentakelkranz vorgestreckt wird (Fig. 762). Die chitinige, häufig inkrustierte Cuticula (Ectocyste) des Gehäuses wird von dem Epithel der Körperwand (Endocyste) abgeschieden; unter demselben folgt die aus äußeren Ring- und inneren Längsmuskelfasern bestehende Muskulatur (Parietalmuskeln). Der vorgestreckte Vorderkörper, welcher den Tentakelkranz trägt, wird in den von der festen Ectocyste umschlossenen Hinterkörper von der Basis aus

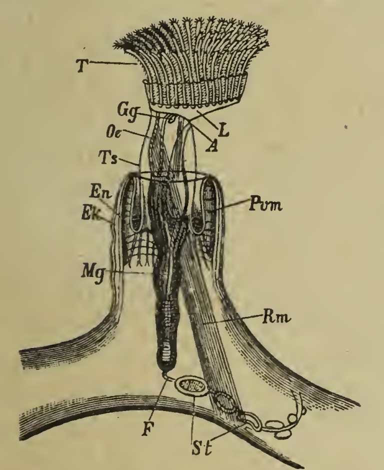


Fig. 762. *Plumatella repens* (nach Allman).

L Lophophor, *Oe* Oesophagus, *Mg* Magendarm, *A* After, *F* Funiculus, *Ek* Ectocyste, *En* Endocyste, *Gg* Ganglion, *Pvm* Parietovaginalmuskel, *Rm* Retraktor, *St* Statoblasten, *T* Tentakel, *Ts* Tentakelscheide.

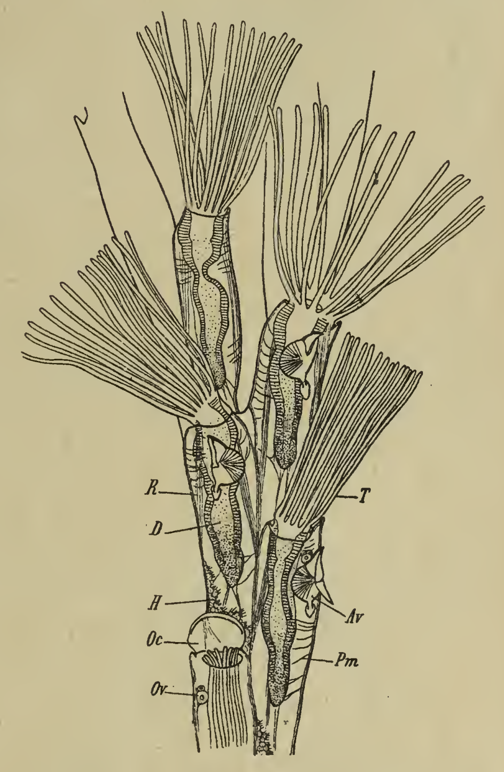


Fig. 763. Abschnitt eines Stöckchens von *Bugula* (Original). $^{50}/_{1}$

T Tentakelkranz, *R* Retractoren, *Pm* Parietalmuskel, *D* Darm, *H* Hoden, *Ov* Ovarium, *Av* Avicular, *Oc* Ovicelle.

eingestülpt; bei den meisten Süßwasserbryozoen bildet der Basalteil des Vorderkörpers, durch die Parietovaginalmuskeln festgehalten, dauernd eine Duplikatur. Die Zurückziehung des Vorderkörpers und des Tentakelkranzes erfolgt durch mächtige paarige Retraktoren. Die Tentakel umstellen den Mund und sind entweder *(Lophopoda)* auf einem hufeisenförmigen, dorsal eingebogenen Träger (Lophophor) oder *(Stelmatopoda)* im Kreise angeordnet und stellen hohle, bewimperte, mit Längsmuskeln versehene Ausstülpungen der Leibeswand dar, deren Raum mit der Leibeshöhle kommuniziert. Sie dienen sowohl zum Herbeistrudeln von Nahrungsstoffen als zur Vermittlung der Respiration.

Die Mundöffnung liegt in der Mitte innerhalb des Tentakelkranzes und wird bei den *Lophopoda* von einem dorsalwärts vorragenden Deckel (Epistom) überragt. Sie führt in einen hufeisenförmig gebogenen Darmkanal, an welchem man eine langgestreckte, bewimperte, oft zu einem Pharynx erweiterte Speiseröhre, einen blindsackartig verlängerten Magendarm und einen nach vorne zurücklaufenden Enddarm unterscheidet. Der letztere mündet dorsal außerhalb des Tentakelkranzes durch die Afteröffnung aus. Von dem Hinterende des Magendarmes entspringt ein runder, die Leibeshöhle durchziehender Strang *(Funiculus)*, der andererseits an die Leibeswand befestigt ist. Die Ectoprocten besitzen eine geräumige Coelomhöhle; bei den *Lophopoden* ist die Lophophorhöhle von dem hinteren Teil der Coelomhöhle durch ein Diaphragma geschieden. Ein Blutgefäßsystem fehlt. Der Exkretion dient das Coelomepithel; seine mit Harnstoffen beladenen Zellen werden durch einen analwärts vom Tentakelkranz gelegenen Porus entleert, in dessen Nähe das Coelomepithel durch lebhafte Wimperung ausgezeichnet ist (vielleicht reduzierte Nephridien). Das Nervensystem besteht aus einem an dem Schlunde zwischen Mund und After gelegenen Ganglion, von welchem ein oraler, den Schlund umfassender Nervenring sowie Nerven zu den Tentakeln und nach dem Darme abgehen. Von Sinnesorganen sind Sinneszellen (wohl Tastzellen) insbesondere am Tentakelapparat beobachtet.

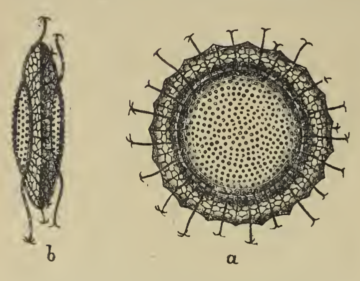


Fig. 764. Statoblasten von *Cristatella mucedo* (nach Allman).
a Flächen-, *b* Seitenansicht. ca. 30/1

Die Ectoprocten sind Zwitter. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane reduzieren sich auf Keimlager, welche im Coelomepithel liegen. Die Ovarien finden sich im vorderen Körperteile, während die Hoden entweder an dem oberen Teile des Funiculus oder nahe der Insertionsstelle desselben an der Leibeswandung ihren Ursprung nehmen (Fig. 763). Beiderlei Geschlechtsprodukte fallen in die Leibeshöhle, wo die Befruchtung erfolgt. Aus der Leibeshöhle gelangt das Ei durch den Porus hinter dem Tentakelkranz nach außen oder in eine besondere Kapsel, das sog. *Ooecium (Ovicelle)*, wo die Embryonalentwicklung stattfindet, oder diese verläuft in der Leibeshöhle bis zum Ausschwärmen der Larve. Die Fortpflanzung erfolgt aber auch auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospung, die zur Stockbildung führt. Bei den Süßwasserformen werden noch Dauerknospen (Winterknospen) gebildet, und zwar bei *Paludi-*

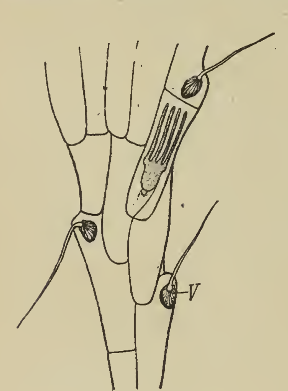
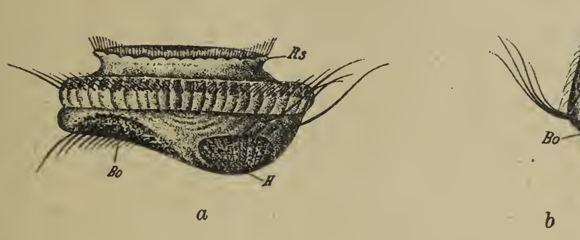


Fig. 765.
Scrupocellaria scruposa (aus Korschelt und Heider).
V Vibracularien.

cella in der Art der gewöhnlichen Knospen, bei den *Lophopoden* als sog. *Statoblasten.* Letztere sind innere Knospen, die am Funiculus ihre Entstehung nehmen (Fig. 762); sie entwickeln sich zu linsenförmigen Gebilden und erhalten eine harte Chitinschale, deren Peripherie häufig mit einem



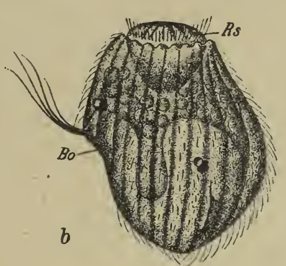


Fig. 766.
a Larve von *Alcyonidium mytili.* $^{113}/_1$ — *b* von *Bugula plumosa.* $^{150}/_1$
Rs Retraktiles Scheitelorgan, *Bo* birnförmiges Organ, *H* Haftorgan (nach J. Barrois).

flachen, aus lufthaltigen Chitinkammern bestehenden Schwimmring eingefaßt ist, zuweilen auch *(Cristatella)* einen Kranz von hervorstehenden Stacheln zur Entwicklung bringt (Fig. 764). Die Dauerknospen überwintern und erfahren im Frühjahr ihre Weiterentwicklung.

Die äußere Knospung führt zur Entstehung der Stöcke, von denen viele marine Formen auch Polymorphismus zeigen. Bei *Amathia (Serialaria)* und Verwandten stellen die sog. Stengelglieder (Stammglieder, *Caularien*) eine solche abweichende Individuenform vor. Sie besitzen bei bedeutender Größe eine vereinfachte Organisation und dienen zur Herstellung der ramifizierten Unterlage für die Nährtiere. Auch gibt es hie und da Wurzelglieder, welche als ranken- oder stolonenartige Fortsätze die Befestigung vermitteln. Sehr verbreitet aber sind eigentümliche sterile Individuen mancher marinen Bryozoen, die vogelkopfähnlichen *Avicularien* und die *Vibracularien.* Erstere (Fig. 763) sind zweiarmige Zangen, welche den gewöhnlichen Individuen in der Nähe ihrer Öffnungen ansitzen und schnappende Bewegungen ausführen, mittels welcher sie kleine Organismen auffangen und bis zum Absterben festhalten, deren zerfallende organische Reste in die durch die Tentakelwimpern veranlaßte Strömung gelangen. Die Vibracularien (Fig. 765)

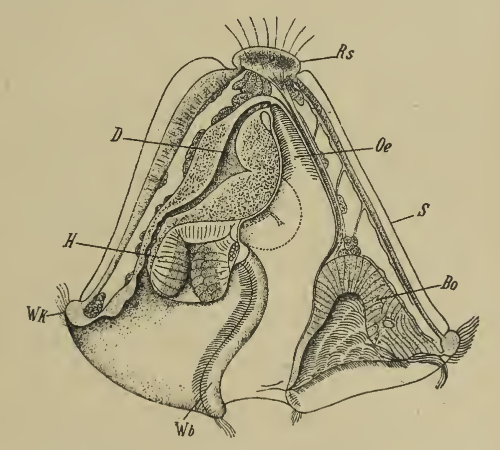


Fig. 767. *Cyphonautes* im Medianschnitt (nach Prouho). $^{140}/_1$
Rs Retraktiles Scheitelorgan, *S* Schale, *Oe* Oesophagus, *D* Darm, *Wk* Wimperkranz, *Wb* Wimperbogen im Vestibulum, *H* Haftorgan, *Bo* birnförmiges Organ.

stellen ganz ähnliche Köpfchen dar, welche an Stelle des beweglichen Zangenarmes eine lange, äußerst bewegliche Geissel tragen. Auch die *Ooecien* werden als besondere Individuenform betrachtet.

Zu bemerken ist noch, daß bei den marinen Ectoprocten Darm und Tentakelapparat der älteren Individuen eines Stöckchens zu dem sog. braunen Körper rückgebildet werden, jedoch von der Körperwand aus regeneriert werden können.

Die Entwicklung der marinen Formen ist eine Metamorphose. Die Larve (Fig. 766) ist ausgezeichnet durch eine große, am aboralen Pole gelegene, von steifen Wimperhaaren umsäumte Platte (retraktiles Scheitelorgan) sowie einen den Körper umgebenden Wimperkranz; dem retraktilen Scheitelorgan gegenüber liegt die Mundöffnung, vor welcher eine am Rande bewimperte Ectodermvertiefung (sog. birnförmiges Organ), funktionell ein Sinnesorgan, liegt; zwischen letzterem und dem retraktilen Scheitelorgan verläuft ein aus Muskeln und Nerven bestehender Strang. Hinter dem Mund findet sich eine saugnapfartige drüsige Einstülpung (Haftorgan). Der Darm der Larve ist entweder rudimentär und blindgeschlossen, oder er fehlt vollständig, wie z. B. bei der *Bugula*larve, die sich durch mehr hohe Form und mächtige Ausbildung des Wimperkranzes auszeichnet (Fig. 766 *b*). Einen funktionsfähigen, mit After versehenen Darm besitzt die als *Cyphonautes* (Fig. 767) bekannte Larve von *Membranipora* u. a.; für dieselbe ist ferner das Vorhandensein eines tiefen Atriums sowie die Bedeckung durch zwei dreieckige Schalenklappen eigentümlich, zwischen denen aboral das kleine retraktile Scheitelorgan hervorragt. Die Ectoproctenlarve heftet sich mittels des saugnapfartigen Haftorganes fest und erfährt eine Rückbildung aller Larvenorgane, während am aboralen Pole der definitive Darm des ersten Individuums durch einen Regenerationsvorgang sich entwickelt. Die Entwicklung der Süßwasserectoprocten scheint eine direktere zu sein. Bei einigen cyclostomen Stelmatopoden (*Crisia*, *Tubulipora* u. a.) findet sich Polyembryonie infolge frühzeitig eintretender Teilung der Embryonen.

Die Mehrzahl der Ectoprocten gehört dem Meere an; nur die *Lophopoda* sowie *Paludicella* leben im Süßwasser.

1. Unterordnung. *Lophopoda*, Armwirbler (*Phylactolaemata*). Süßwasserformen mit hufeisenförmigem Tentakelträger und mit Epistom.

Die Lophopoden bilden stets aus homomorphen Individuen zusammengesetzte ramifizierte oder mehr spongiöse Stöckchen von bald horniger, bald mehr lederartiger bis gallertiger Beschaffenheit.

Fam. *Cristatellidae*. Freibewegliche Stöckchen von langgestreckter Form, auf deren oberer Fläche die Individuen sich in konzentrischen Kreisen erheben. *Cristatella mucedo* Cuv. Europa.

Fam. *Plumatellidae*. Festsitzende massige oder verästelte Stöckchen. *Plumatella repens* L. (*Alcyonella fungosa* Pall.) Europa. (Fig. 768).

2. Unterordnung. *Stelmatopoda*, Kreiswirbler *(Gymnolaemata)*. Ectoprocte mit in geschlossenem Kreise angeordneten Tentakeln, ohne Epistom. Mit Ausnahme der *Paludicellidae* marine Formen.

Die Stelmatopodenstöckchen zeigen häufig Polymorphismus und sind meist hornig oder kalkig.

1. Tribus. *Cyclostomata*. Mündungen der Zooecien weit, endständig, ohne Deckel. Die meisten Arten sind fossil.

Fam. *Crisiidae*. Stöckchen aufrecht, gegliedert, kalkig, mit Wurzelfäden befestigt. *Crisia eburnea* L. Weit verbreitet.

Fam. *Tubuliporidae*. Stöckchen kriechend oder aufrecht. Zooecien röhrenförmig, stehen in zusammenhängenden Reihen. *Tubulipora flabellaris* Fabr. Atl. Oz., Mittelmeer.

2. Tribus. *Ctenostomata*. Die Mündungen der Zooecien endständig, von einem Borstenkreis deckelartig verschließbar. Kolonien niemals kalkig.

Fam. *Alcyonidiidae*. Zooecien unter sich zu gelatinösen Stöckchen von unregelmäßiger Form vereint. *Alcyonidium gelatinosum* L. Nordische Meere.

Fam. *Vesiculariidae*. Stöckchen verzweigt, kriechend oder aufgerichtet, Zooecien schlauchförmig, sich frei erhebend. *Vesicularia spinosa* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *Zoobotryon pellucidum* Ehrbg. Mittelmeer. *Amathia (Serialaria) lendigera* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *Farrella* Ehrbg.

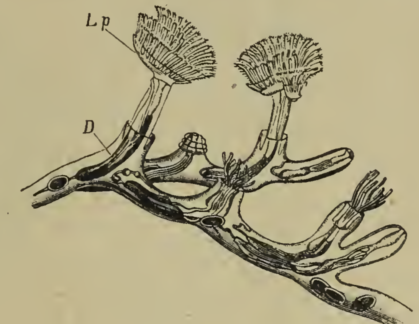


Fig. 768. *Plumatella repens* (nach Allman). ca. 5/1
Lp Lophophor, *D* Darm.

Fam. *Paludicellidae*. Süßwasserformen mit röhrigen, einander ansitzenden Zooecien. *Paludicella ehrenbergi* Bened. Europa.

3. Tribus. *Chilostomata*. Mündungen der hornigen oder kalkigen Zooecien nicht endständig, sondern vor dem Ende des Zooeciums durch einen beweglichen Deckel, beziehungsweise Ringmuskel des Lippenrandes verschließbar. Avicularien, Vibracula und Ovicellen werden oft angetroffen.

Fam. *Cellulariidae*. Dichotomisch verzweigte Stäbchen, deren Zooecien in zwei oder mehreren Reihen stehen. Meist Avicularien, zuweilen Vibracularien vorhanden. *Cellularia peachi* Busk. Atl. Oz. *Scrupocellaria scruposa* L. (Fig. 765). *S. (Canda) reptans* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Bicellariidae*. Stock verzweigt, aufrecht. Zooecien mehr locker in zwei oder mehr Reihen stehend. Zuweilen Avicularien. *Bicellaria ciliata* L. Atl. Oz. *Bugula avicularia* L. *B. plumosa* Pall. Atl. Oz., Mittelmeer. (Fig. 763.) Hier schließt sich an *Cellaria fistulosa* L. (*Salicornaria farciminoides* Johnst.). Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Flustridae*. Kolonien aufrecht, breitblätterig. Zooecien vielreihig. *Flustra foliacea* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Membraniporidae*. Zooecien eine inkrustierende Kolonie bildend. *Membranipora pilosa* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Escharidae*. Kolonien kalkig, inkrustierend oder aufrecht und verästelt. *Lepralia (Eschara) pallasiana* Moll. Atl. Oz., Mittelmeer. *L. pertusa* Esp. Weit verbreitet. *Myriozoum truncatum* Donati. Mittelmeer. Hier schließt sich an *Retepora cellulosa* Cavol. Kolonie netzförmig. Atl. Oz., Mittelmeer.

III. Klasse. **Brachiopoda, Armfüßer.**[1])

Festsitzende Tentaculaten mit dorsaler und ventraler Schalenklappe, mit an zwei spiralig aufgerollten Mundarmen angeordneten Tentakeln, mit Blutgefäßsystem, getrennten Geschlechts.

Die Brachiopoden (Fig. 769, 770) besitzen einen breiten Körper, welcher von einer dorsalen und ventralen Duplikatur, den Mantellappen, umschlossen wird. Jeder Mantellappen scheidet eine meist mit Kalksalzen imprägnierte chitinige cuticulare Schalenklappe aus. Beide Schalenklappen sind mehr oder weniger ungleich gestaltet, indem die Bauchschale stets

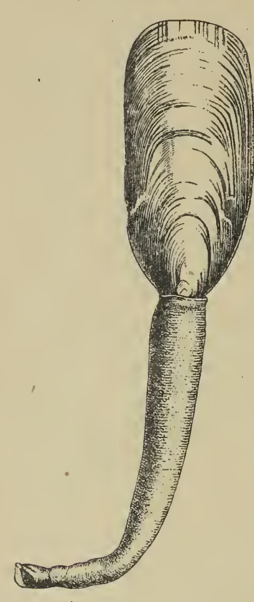


Fig. 769. *Lingula anatina*, Ventralansicht (nach Blochmann). $^3/_4$

Fig. 770. Anatomie von *Waldheimia australis (flavescens)* in Seitenansicht (nach Hancock). $^{2\cdot5}/_1$

Do Dorsallappen, *Ve* Ventrallappen des Mantels, *St* Stiel, *Ma* Occlusor, *Md* Divaricator, *Ar* Arme, *Vw* vordere Körperwand, *Oe* Oesophagus, *D* Darm, blind endend, *O* Einmündungsstelle der Leber *(L)*, *Tr* Trichter des Nephridiums.

[1]) Außer den Arbeiten von Owen, Huxley, Gratiolet, Lacaze-Duthiers, van Bemmelen, Ekman vgl. H. Hancock, On the Organisation of the Brachiopoda. Philos. Transact. 1859. A. Kowalevsky, Untersuchungen über die Entwicklung der Brachiopoden. (Russ.) Nachr. Gesellsch. d. Fr. d. Naturw. Anthrop. Ethnogr. Moskau 1874. W. K. Brooks, The development of Lingula and the Systematic Position of the Brachiopoda. Chesapeake zool. Labor. Scient. Res. 1878. Th. Davidson, A monograph of the recent Brachiopoda. Transact. Linn. Soc. London, 1886—1888. F. Blochmann, Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. 2. Teile. Jena 1892, 1900. L. Joubin, Recherches sur l'anatomie de Waldheimia venosa. Mém. Soc. Zool. France. V. 1892. C. E. Beecher, Revision of the families of the loop-bearing Brachiopoda. Transact. Connecticut Acad. IX. 1893. Edw. S. Morse, On the Embryology of Terebratulina. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. III. 1873. Observations on living Brachiopoda. Ebendas. V. 1902. N. Yatsu, On the Development of Lingula anatina. Journ. Coll. Sc. Tokio. XVIII. 1902. Notes on Histology of Lingula anatina. Ebenda. 1902. E. G. Conklin, The Embryology of a Brachiopod (Terebratulina septentrionalis). Proc. Am. Phil. Soc. Washington. 1902. H. Plenk, Die Entwicklung von Cistella (Argiope) neapolitana. Arb. Zool. Inst. Wien. XX. 1913.

tiefer gewölbt ist und in der Regel über die Rückenklappe hinten schnabelartig vorspringt. Zuweilen *(Testicardines)* ist am Hinterrande der Schalen ein Schloß entwickelt. Die Schalen werden durch besondere Muskeln (Divaricatoren) geöffnet und ebenso durch besondere Muskeln (Occlusoren) geschlossen. Sehr häufig wird die Brachiopodenschale von feinen Porenkanälen durchsetzt, welche Epithelpapillen des Mantels enthalten. Am verdickten Mantelrande finden sich fast regelmäßig Borsten. Auch kann der Mantel Kalknadeln oder ein zusammenhängendes Kalknetz in sich produzieren. Am Hinterende des Körpers entspringt aus der Ventralwand der zur Befestigung dienende muskulöse Stiel, seltener *(Crania)* ist die ventrale Schale in ihrer ganzen Ausdehnung festgewachsen.

In der vorne von den beiden freien Mantellappen gebildeten Mantelhöhle liegt der Tentakelap-



Fig. 771. Rückenschale von *Waldheimia australis (flavescens)* mit dem Armgerüst (nach Hancock). $^{1\cdot5}/_1$

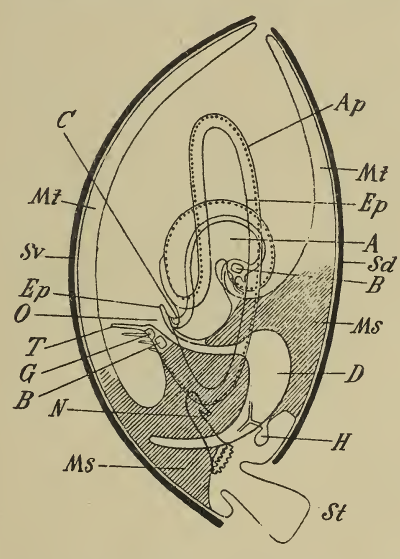


Fig. 772. Schema des Baues eines Brachiopoden *(Terebratella coreanica)* (aus Korschelt und Heider kombiniert).
A großer Armsinus (Epistomhöhle), *Ap* Armapparat, *B* kleiner Armsinus, *C* Cerebralganglion, *D* Darm, *Ep* Epistom (Armfalte), *G* Suboesophagealganglion, *H* Herz, *Ms* Mesenterium, *Mt* Mantel, *N* Nephridium, *O* Mund, *Sd* dorsale, *Sv* ventrale Schalenklappe, *St* Stiel, *T* Tentakel (größtenteils abgeschnitten gedacht).

parat, welcher an zwei zu Seiten der Mundöffnung gelegenen spiralen Armen angeordnet erscheint (Fig. 770, 772) und zuweilen durch ein mit der Dorsalschale zusammenhängendes Armgerüst (Fig. 771) gestützt wird. Die Spiralarme werden von einer Rinne durchzogen, welche an der Mundöffnung beginnt und dorsal von einer Falte (Armfalte), der Fortsetzung des Epistoms, ventral (postoral) von einer Doppelreihe bewimperter Tentakel begleitet wird. Der Tentakelapparat dient in erster Linie der Nahrungsaufnahme. Die Mundöffnung führt in den Oesophagus, dieser in den mit einer paarigen gelappten Leber (Hepatopankreas) ausgestatteten Magen, welchem ein Dünndarm sowie der Enddarm folgt. Der Darm beschreibt zuweilen Windungen *(Ecardines)* und mündet an der rechten Seite, bei

Crania am Hinterende aus, während er bei den *Testicardines* kurz bleibt und blindgeschlossen endet.

Der Darm wird durch ein ventrales und dorsales Mesenterium sowie lateral gelegene Bänder (sog. Gastro- und Ileoparietalbänder) in dem sehr geräumigen, von einem Wimperepithel ausgekleideten Coelom festgehalten. Die beiden rechts und links vom Mesenterium gelegenen Coelomhöhlen setzen sich in den Mantel als sog. Mantelsinus fort; Coelomabschnitte sind auch die die Mundarme durchziehenden zwei Armsinus. (Fig. 772.) Die Coelomhöhle enthält eine Flüssigkeit, welche amoeboide Zellen führt.

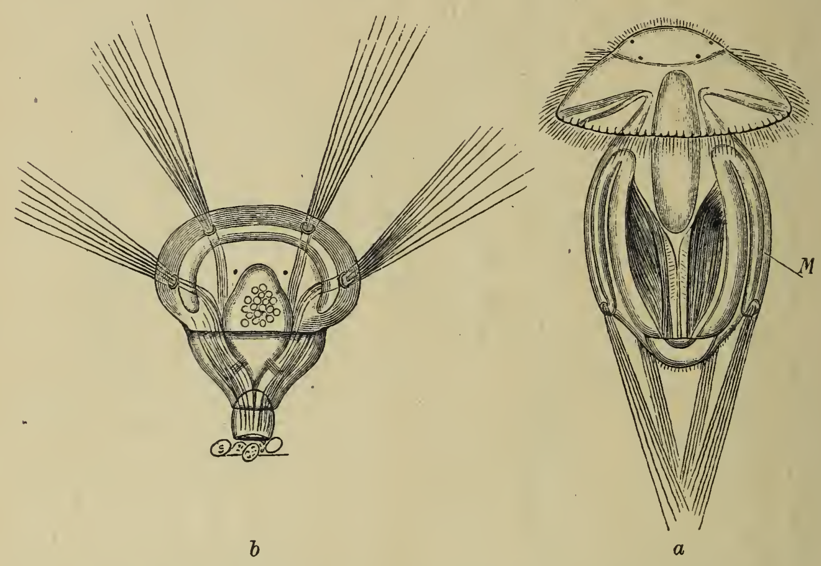


Fig. 773. Larvenstadien von *Argiope* (nach Kowalevsky).
a Freischwärmende Larve. *M* Mantel. — *b* Festsitzende Larve mit nach vorn umgeschlagenen Mantellappen.

Auf der Rückenfläche des Magens liegt ein sackförmiges Herz, das sich nach vorn in ein Rückengefäß mit den beiden Armgefäßen und einen den Oesophagus umgebenden Gefäßring, nach hinten in zwei Mantelgefäße fortsetzt. Zu beiden Seiten des Darmes finden sich jederseits ein, bei *Rhynchonella* zwei Nephridien, die mit weitem Trichter im Coelom beginnen und seitlich am Körper ausführen. Sie fungieren zugleich als Genitalgänge.

Das Nervensystem besteht aus den zu den Hauptarmnerven sich verlängernden Cerebralganglien. Viel mächtiger ist das suboesophageale Ganglion des Schlundringes, von welchem Nerven zu den Mantellappen, Armen und Muskeln entspringen. Am Rande des Mantels verläuft ein Mantelrandnerv. Das Nervensystem liegt bei allen *Ecardines* epithelial. Als Sinnesorgan dürften die Borsten des Mantelrandes zu betrachten sein. Statocysten werden bei *Lingula* beobachtet.

Die Brachiopoden sind geschlechtlich getrennt. Die Geschlechtsprodukte liegen im Coelomepithel, bei den *Ecardines* an den Parietalbändern,

bei den *Testicardines* ragen sie in den Mantelsinus; sie gelangen in die Coelomhöhle, aus welcher sie durch die Nephridien nach außen geführt werden.

Die Entwicklung ist eine Metamorphose. Nach Ablauf der äqualen Furchung entsteht meist durch Einstülpung eine Gastrula. Das Mesoderm wird durch Abfaltung oder als solide Zellmasse vom Entoderm angelegt. Die Larve (Fig. 773) zeigt eine Gliederung in drei Abschnitte, von denen der vordere schirmförmige einen Wimperkranz und am Vorderende eine Scheitelplatte besitzt. Auch liegen am Scheitelfelde vier Augenflecken. Dieser Abschnitt, der Kopflappen, bildet wahrscheinlich die Anlage des Epistoms. An dem mittleren Abschnitte erhebt sich eine Falte zur Bildung der beiden Mantellappen, welche bald den Mittelleib nebst einem Teile des Endabschnittes bedecken; an dem dorsalen Mantellappen treten vier Bündel provisorischer Borsten auf. Dieser Rumpfabschnitt weist auch ein Paar Nephridien (Anlage der definitiven Nephridien) auf. Später setzt sich die Larve mit dem Endabschnitte (Fuße) fest. Letzterer wird zum Stiel, die Mantellappen schlagen sich nach vorne um und erzeugen die Schalenklappen. Die Tentakelanlage ist anfänglich kreisförmig. Bei den *Ecardines* schwärmen die Larven zur Zeit der Tentakelentwicklung noch frei herum (Fig. 774).

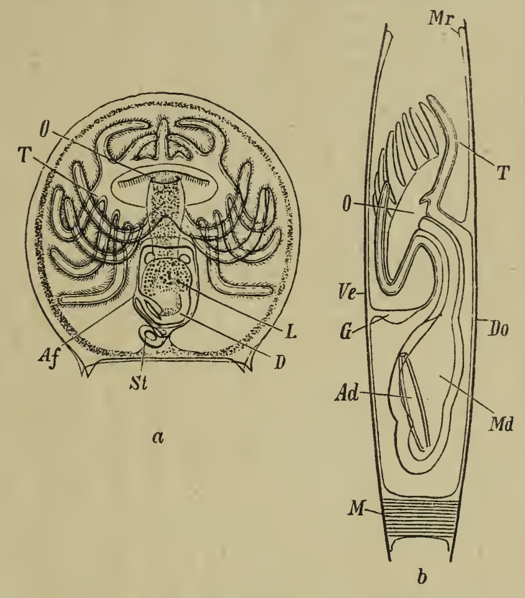


Fig. 774. *a* Larve von *Lingula*, *b* Medianschnitt durch eine ältere Larve (nach Brooks).
Do dorsale, *Ve* ventrale Schalenklappe, *Mr* verdickter Mantelrand, *O* Mund, *D*, *Md* Magendarm, *Ad* Enddarm, *Af* After, *M* hinterer Muskel, *G* ventrales Ganglion, *L* Leber, *St* Stielanlage, *T* Tentakel.

Gegenwärtig leben nur wenige Brachiopoden in verschiedenen Meeren, um so größer war dagegen die Verbreitung in früheren Erdperioden. Auch gehören die Brachiopoden zu den ältesten Versteinerungen; einzelne der schon im Silur auftretenden Gattungen haben sich bis zur Gegenwart erhalten *(Lingula)*.

1. Ordnung. **Ecardines.**

Schale ohne Schloß und ohne Armgerüst. Darm mit After. Ränder der Mantellappen vollständig getrennt.

Fam. *Lingulidae.* Schale fast gleichklappig. Stiel lang und fleischig. Stecken mit dem Stiele in einem Sandrohre. *Lingula anatina* Brug. Ind. Oz. (Fig. 769.)

Fam. *Discinidae.* Schale ungleichklappig, rundlich, fein punktiert; Stiel durch eine Öffnung oder einen Ausschnitt der flachen unteren Schale durchtretend. *Discina striata* Schum. Westafrika. *Discinisca lamellosa* Brod. Küste von Chile.

Fam. *Craniidae.* Schale ungleichklappig, rundlich. Ventrale Schale in ganzer Ausdehnung festgewachsen. *Crania anomala* Müll. Nordatl. Oz.

2. Ordnung. **Testicardines.**

Schale kalkig mit Schloß und Armgerüst. Darm blind geschlossen. Mantellappen hinten verwachsen.

Fam. *Rhynchonellidae.* Schale mit spitzem Schnabel. Armgerüst aus zwei einfachen Fortsätzen bestehend. *Rhynchonella psittacea* Chemn. Nord. Meere.

Fam. *Thecidiidae.* Schale dick, aufgewachsen. Armgerüst schleifenförmig mit nach innen gerichteten Fortsätzen. Arme des Tieres ohne Spirale. *Thecidium mediterraneum* Risso. Mittelmeer.

Fam. *Terebratulidae.* Schale länglich oder queroval, glatt oder gefaltet und punktiert. Große Klappe mit durchbohrtem Schnabel. Armgerüst schleifenförmig, am Schloßrand befestigt (Fig. 770, 771). *Liothyrina (Terebratula) vitrea* Born. Atl. Oz., Mittelmeer. *Terebratulina caputserpentis* L. Nordatl. Oz. *Terebratella coreanica* Ad. Rv. Korea. *Waldheimia cranium* Müll. Nordatl. Oz. *Megerlia truncata* L. *Argiope decollata* Chemn. Atl. Oz., Mittelmeer. *A. (Cistella) neapolitana* Scacchi. Mittelmeer.

VI. Phylum. **Deuterostomia.**

Coelomaten mit hinterem oder mit ventralem, zum After gewordenem Prostoma, Mundöffnung sekundär an der Ventralseite nahe dem Vorderende entstanden.

In diesem Tierkreis sind die *Coelomopora (Enteropneusta, Echinoderma), Homalopterygia (Chaetognatha)* und *Chordonia (Tunicata, Acrania, Vertebrata)* als Subphyla vereinigt (Grobben). In der Umbildung des Prostoma zum After und der sekundären Entwicklung der definitiven Mundöffnung besitzen die *Deuterostomia* gemeinsame Charaktere. Der Darm ist in allen drei Abschnitten entodermalen Ursprunges. Auch erscheint als allgemeiner Charakter die Entwicklung der Coelomsäcke durch Abfaltung vom Entoderm.

I. Subphylum. **Coelomopora.**

Deuterostomier mit in drei Regionen gegliedertem Körper und entsprechender Zahl von Coelomabschnitten, die teilweise durch Poren (Pforten) sich nach außen öffnen. Das als After fungierende Prostoma terminal am Hinterende oder sekundär verlagert. In der Entwicklung tritt die Dipleurulalarve auf.

Die in dieser Gruppe vereinigten Tierformen, die bilateralsymmetrischen *Enteropneusta* und die radiär gebauten *Echinoderma,* wurden zuerst von Metschnikoff als *Ambulacraria* zusammengefaßt, eine Bezeichnung, welche mit Rücksicht auf das Fehlen eines Ambulacralgefäßsystems bei den Enteropneusta hier aufgelassen und durch *Coelomopora* ersetzt wurde. Wenngleich in äußerer Erscheinung und spezieller Ausbildung auf-

fällige Verschiedenheiten bietend, stimmen *Enteropneusta* und *Echinoderma* rücksichtlich der Gliederung ihres Körpers in drei Abschnitte mit entsprechenden Coelomsäcken (Eichel-, Kragen- und Rumpfcoelom der *Enteropneusta,* Axocoel, Hydrocoel und Somatocoel der *Echinoderma)* sowie in der Larvenform *(Dipleurula)* mit einander überein. Charakteristisch sind Coelomporen (Coelompforten), durch welche Wasser in die Coelomräume aufgenommen werden kann. Die Dipleurulalarve ist eine bilateralsymmetrische Larvenform, ausgezeichnet durch eine das eingesenkte Mundfeld umsäumende longitudinale Wimperschnur. Der aus dem Prostoma hervorgegangene After liegt ursprünglich hinten, der definitive Mund ventral. Außer dem Darm weist die Dipleurulalarve die Coelomsackanlagen, von denen der vorderste Abschnitt durch einen Porus ausmündet, sowie ein Mesenchym auf.

6. Kladus. **Enteropneusta, Schlundatmer.**

Bilateralsymmetrische, wurmförmige oder bryozoenförmige Coelomoporen mit eichelförmigem oder scheibenförmigem präoralem Körperabschnitt, der Vorderteil des Darmes mit Schlundspalten dient der Atmung.

Die Zusammenordnung der in diese Gruppe gehörigen Formen *(Helminthomorpha* und *Pterobranchia)* mit den Echinodermen stützt sich einerseits auf die weitgehende Übereinstimmung der Tornarialarve der *Helminthomorpha* mit der Dipleurulalarve der Echinodermen, andererseits bei den *Pterobranchia* auf die anatomische Übereinstimmung mit ersteren. Unter den Enteropneusten dürften die *Helminthomorpha* als die ursprünglicheren anzusehen sein. Sie sind es auch, die durch die Ausbildung des Kiemendarmes und dorsales Nervenzentrum einen Anschluß an die Chordonier gestatten.

I. Klasse. **Helminthomorpha, Eichelwürmer.**[1])

Wurmförmige Enteropneusten mit eichelförmigem präoralem Körperabschnitt und terminalem After.

---

[1]) A. Kowalevsky, Anatomie von Balanoglossus. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. 1866. E. Metschnikoff, Ueber Tornaria. Zeitschr. f. wiss. Zool. XX. 1870. W. Bateson, Early and later stages in the development of Balanoglossus. Quart. Journ. micr. sc. XXIV—XXVI. 1884—1886. J. W. Spengel, Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Neapel. XVIII. 1893. Die Benennung der Enteropneustengattungen. Zool. Jahrb. XV. 1901. Neue Beiträge zur Kenntnis der Enteropneusten. Ebenda. XVIII, XX. 1903, 1904. Studien über die Enteropneusten der Siboga-Expedition. Leiden 1907. T. H. Morgan, The Development of Balanoglossus. Journ. Morph. IX. 1894. M. Caullery et F. Mesnil, Contribution à l'étude des Entéropneustes. Zool. Jahrb. XX. 1904. K. Heider, Zur Entwicklung von Balanoglossus clavigerus. Zool. Anz. 1909. G. Stiasny, Studien über die Entwicklung des Balanoglossus clavigerus. 2 Tle. Zeitschr. f. wiss. Zool. CX. 1914 und Mitt. Zool. Stat. Neapel. XXII. 1914. Vgl. überdies die Arbeiten von Agassiz, Willey, Marion, Koehler, Punnett, Davis u. a.

Der bilateralsymmetrische wurmförmige Körper (Fig. 775) läßt drei Hauptabschnitte unterscheiden; zunächst die *Eichel* (Rüssel), welche präoral am vorderen Körperende kopfähnlich vorsteht; sie ist sehr kontraktil und dient nebst der folgenden Kragenregion dem Tier zum Einbohren im Sande. Es folgt sodann die kurze *Kragenregion,* an deren Anfang ventral die Mundöffnung liegt, und eine lange *Rumpfregion* mit dem After am Hinterende. Die Rumpfregion gliedert sich in zwei bis drei Unterregionen, die Branchiogenital-, die Leber- und Abdominalregion. In der Branchiogenitalregion finden sich dorsal im Vorderabschnitte jederseits eine Reihe von Öffnungen, welche in den Kiemendarm führen und zum Abflusse des Atemwassers dienen, mehr im hinteren Abschnitte die Öffnungen der Genitalorgane. Bei den *Ptychoderiden* bildet die dorsale Körperwand hier jederseits eine flügelförmige Längsfalte, in der die Genitalorgane liegen (Genitalflügel) (Fig. 777). Wo eine Leberregion entwickelt ist, wird dieselbe durch die Ausbildung von dorsalen Lebersäckchen des Darmes bedingt.

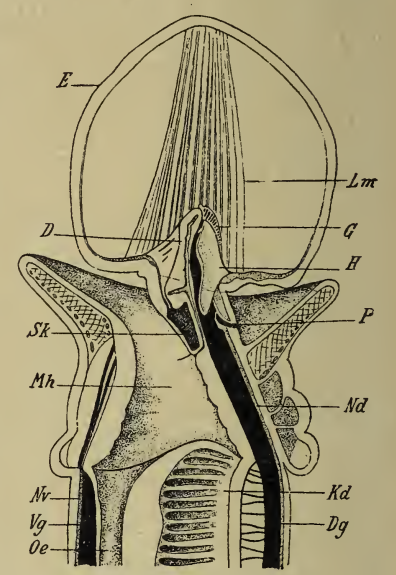


Fig. 776. Eichel, Kragen und vorderster Teil der Kiemenregion von *Glossobalanus minutus,* im Sagittalschnitt (nach Spengel).
E Eichel, *Lm* Längsmuskel, *D* Eicheldivertikel des Darmes, *Sk* Eichelskelet, *H* Herzblase oder Pericard, *G* Eichelglomerulus, *P* Eichelporus, *Mh* Mundhöhle, *Oe* Oesophagus, *Kd* Kiemendarmhöhle, *Nd* Kragenmark, *Nv* ventraler Nervenstamm, *Dg* Dorsal-, *Vg* Ventralgefäß.

Fig. 775. *Glossobalanus minutus* (nach Spengel). *E* Eichel, *K* Kragen, *Bg* Branchiogenitalregion, *Br* Kiemenspalten, *L* Leberregion, *Af* After. $^{1\cdot5}/_1$

Die Körperbedeckung wird von einem an Drüsenzellen reichen Wimperepithel gebildet, in dessen Tiefe eine Nervenfaserschichte liegt. Als Hauptabschnitte dieses subepithelialen Nervensystems erscheinen ein dorsaler und ventraler gangliöser Längsstrang in der ganzen Länge des Rumpfes (Fig. 776, 777). Eine verstärkte ringförmige Verbindung liegt an der Grenze zwischen Rumpf und Kragen. Der dorsale Hauptstrang ist bis in die Eichel zu verfolgen; er erscheint in der Kragenregion unter der Haut in die Tiefe versenkt und enthält hier einen oder mehrere Hohlräume. Dieses Kragenmark kann als Zentralteil des Nervensystems betrachtet werden.

Der Mund führt in die Mundhöhle, deren Wand ein Divertikel (Eicheldarm) nach vorn in die Eichelbasis entsendet, das von manchen Forschern als Chordarudiment (Notochord) aufgefaßt wird. Unterhalb desselben liegt ein den Mund dorsal umfassender Skeletbogen (Eichelskelet) (Fig. 776). Es folgt im Rumpf der Kiemendarm mit zwei Reihen dorsaler taschenförmiger Aussackungen (Kiementaschen), die durch spaltförmige Kiemenporen nach außen führen. In jede Kiementasche springt von der Dorsalseite ein zungenförmiger Fortsatz, die Kiemenzunge, vor, die bei vielen Formen durch feine Querbrücken (Synaptikel) mit den gegenüberliegenden Seitenwänden der Kiemenspalte verbunden ist. Die Wände der Kiemenspalten werden durch ein System von Skeletspangen gestützt. Zuweilen ist der dorsale Abschnitt des Kiemendarmes mit den Kiemenspalten durch zwei vorspringende Längswülste von dem ventralen, nur als Oesophagus fungierenden Abschnitte geschieden (Fig. 777). Der folgende verdauende Darmabschnitt zeigt im Vorderteil bei einigen Formen dorsale Leberausstülpungen; ein dorsal gelegener Nebendarm wird bei einigen *Glandiceps*-Arten in der hinteren Körperregion beobachtet. Auch kommen in der Genitalregion vieler Helminthomorphen paarige dorsale Darmpforten vor.

Fig. 777. Querschnitt durch die Kiemenregion von *Balanoglossus apertus* (nach Spengel).

Oe Oesophagus, *Kd* Kiemendarm, links ein Kiemenseptum *(Ks)*, rechts eine Kiemenzunge getroffen, *Kp* Kiemenporus, *Dg* Dorsal-, *Vg* Ventralgefäß; *Nd* dorsaler, *Nv* ventraler Nervenstamm, *G* Genitalorgan, *Lm* Längsmuskulatur.

Der Darm ist an der Leibeswand durch ein dorsales und ventrales Mesenterium befestigt, das von den aneinander stoßenden paarigen Coelomsäcken gebildet wird. Man unterscheidet ein Paar Coelomsäcke im Kragen und ein Paar in der Rumpfregion (Fig. 36). Ein unpaarer Coelomsack nimmt die Eichel ein und mündet dorsal durch einen, seltener zwei Poren an der Eichelbasis nach außen (Fig. 776). Durch solche Poren öffnet sich auch das Kragencoelom an der Vorderwand der ersten Kiementasche nach außen. Von dem somatischen Blatte der Coelomsäcke geht die Entwicklung der Körpermuskulatur aus (Fig. 777), welche

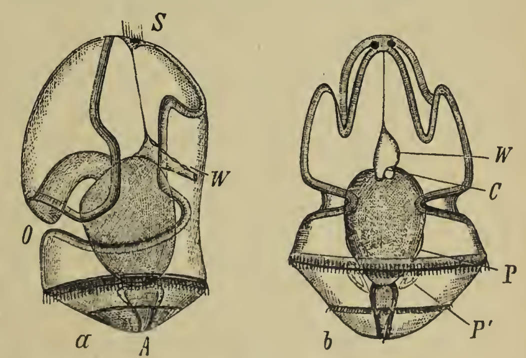


Fig. 778. *Tornaria*larve (nach Metschnikoff).

a Seiten-, *b* Dorsalansicht. *O* Mund, *A* After, *C* Herzblase, *S* Scheitelplatte, *W* Eichel-, *P* Kragen-, *P'* Rumpfcoelomsack.

aus zwei bis vier Längsmuskelfeldern besteht; dazu treten noch radiär verlaufende Muskelfasern und zuweilen eine äußere Ringfaserlage. Durch die Muskulatur und Bindegewebe werden die Coelomräume fast vollständig verdrängt.

Die Helminthomorphen besitzen ein Blutgefäßsystem (Fig. 776), an dem sich ein dorsaler und ventraler Längsstamm unterscheiden lassen, welche im Kragen durch zwei Seitengefäße verbunden sind; im dorsalen Längsstamme bewegt sich das Blut von hinten nach vorn. Dazu kommen verbindende Gefäße und kapillare Gefäßnetze in der Haut und am Darm.

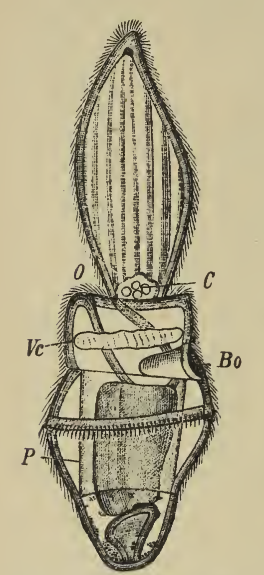


Fig. 779. Späteres Entwicklungsstadium von *Balanoglossus*, mit einem Paare von Kiemenspalten (Seitenansicht) (nach Metschnikoff). *Bo* Kiemenporus, *C* Herzblase, *O* Mund, *P* Coelomsack, *Vc* Ringgefäß.

Im Basalteil der Eichel liegt dorsal von dem vorderen Darmdivertikel ein geschlossenes, teilweise kontraktiles Säckchen, sog. Herzblase oder Pericard, das jedoch nicht dem Blutgefäßsystem zugehört (Fig. 776). Als Eichelglomerulus wird eine Gruppe von mit Bluträumen erfüllten Vorstülpungen der Wand des Eichelcoeloms oberhalb der Herzblase bezeichnet. Vielleicht handelt es sich hier um ein Exkretionsorgan.

Die Geschlechter sind getrennt. Die Gonaden (Fig. 777) stellen einfache oder verästelte Schläuche dar, die sich von der hinteren Kiemenregion bis in die Leberregion in einer oder auch zwei Längsreihen (bei *Ptychoderiden* in der flügelförmigen Längsfalte) angeordnet finden und dorsal durch einfache Gänge ausmünden.

Die Entwicklung ist eine Metamorphose, zuweilen verläuft sie direkter. Im ersteren Falle tritt die als *Tornaria* bekannte pelagische Larvenform (Fig. 778) auf. Die Entwicklung zeigt vielfach gemeinsame Charakterzüge mit den Echinodermen. Die Furchung ist äqual, die Gastrulation erfolgt durch Invagination. Der After ist auf das Prostoma zurückzuführen, während der Mund sekundär an der Ventralseite entsteht. Die Coelomsäcke werden durch Abfaltung vom Entoderm gebildet, zuerst das unpaare Eichelcoelom, von dem aus später Mesenchymzellen in die das Blastocoel erfüllende Gallerte einwandern. Die Tornaria besitzt Walzenform und weist ein sattelförmig eingedrücktes Mundfeld auf, das von einer Wimperschnur umsäumt wird; und zwar ist ein den Mundschild umgebender Abschnitt der Wimperschnur von dem übrigen Teile am Scheitelpole getrennt. An letzterem liegt eine Scheitelplatte mit Wimperschopf und zwei Augenflecken. Nahe dem Hinterende des Körpers findet sich ein präanaler Wimperkranz. Die Mundöffnung liegt ventral innerhalb des Mundfeldes, der After terminal. Dorsal vom Darm findet sich ein großer Sack, der durch einen dorsalen Porus ausmündet und durch einen Strang mit der Scheitel-

platte verbunden ist, das Eichelcoelom. Ihm anliegend findet sich bereits die Herzblase (vielleicht rechtes Eichelcoelom) vor. Rechts und links vom Darm liegen zwei Paare von Coelomsäcken (Kragen- und Rumpfcoelom). Das Eichelcoelom wurde unrichtigerweise dem Hydrocoel der Echinodermen verglichen; letzterem ist das linke Kragencoelom homolog (Spengel).

Die Verwandlung der Tornaria zum Eichelwurm vollzieht sich unter Rückbildung der Wimperschnur; der präorale Teil des Larvenkörpers wird zur Eichel, der orale Abschnitt zum Halskragen und der nachfolgende gestreckte Teil mit dem noch vorhandenen Wimperkranz zum Rumpf. Am vorderen Darmabschnitt kommen paarweise Kiemenöffnungen zum Durchbruch (Fig. 779).

Die Tiere leben in mit Schleim ausgekleideten Gängen im Sande und bewegen sich, indem Eichel und Kragen bei abwechselnder Verlängerung und Verkürzung den übrigen Körper nachschleppen.

Fam. *Glandicipitidae.* Genitalflügel nicht vorhanden, *Glandiceps talaboti* Mar. Mittelmeer. Hier schließt sich an *Dolichoglossus kowalevskii* A. Ag. Atl. Küste, Nordamerika. *Protobalanus koehleri* Caull. et Mesn. Kanal la Manche.

Fam. *Ptychoderidae.* Genitalflügel vorhanden. *Glossobalanus minutus* Kow. Neapel (Fig. 775). *Balanoglossus clavigerus* Chiaje. Atl. Oz., Mittelmeer. *B. gigas* Fr. Müll. Brasilien. Wird bis 2·5 m lang. *Ptychodera flava* Eschz. Still. Oz.

II. Klasse. **Pterobranchia.**[1])

Bryozoenförmige, in Röhren lebende Enteropneusten mit Tentakelapparat und ventralem Stiel, mit zu einer Scheibe entwickeltem präoralem Körperabschnitt und dorsal gelegenem After.

Der Gruppe Pterobranchia gehören die Gattungen *Cephalodiscus* und *Rhabdopleura* an (Fig. 780, 782). Der etwa 1—5 *mm* große Körper dieser Tiere erinnert im Habitus an Tentaculaten (Bryozoen), besitzt aber im Bau große Übereinstimmung mit den Helminthomorphen und läßt wie bei diesen drei Abschnitte mit ebensovielen Abschnitten des Coeloms unterscheiden; er zeigt bei *Rhabdopleura* eine Asymmetrie in stärkerer Entwicklung der linken Körperseite, wobei der Mund nach links verschoben ist. Der erste, präorale Abschnitt ist zu einer großen über den Mund vorragenden drüsen-

[1]) W. Mc Intosh, Report on Cephalodiscus dodecalophus. Chall. Rep. XX. 1887, mit Appendix von S. F. Harmer. A. T. Masterman, On the Diplochorda. Quart. Journ. micr. sc. XL. 1898. On the further Anatomy and the Budding Processes of Cephalodiscus dodecalophus. Transact. R. Soc. Edinburgh. XXXIX. 1900. E. Ray Lankester, A contribution to the knowledge of Rhabdopleura. Quart. Journ. micr. sc. XXIV. 1884. G. H. Fowler, The morphology of Rhabdopleura Normani. Festschr. f. Leuckart. Leipzig 1892. S. F. Harmer, The Pterobranchia of the Siboga-Expedition. Leyden 1905. K. A. Andersson, Die Pterobranchier der Schwed. Südpolar-Exp. Stockholm 1907. W. G. Ridewood, Pterobranchia. Cephalodiscus. Nation. Antarctic Exp. London 1907. A. Schepotieff, Die Pterobranchier. Zool. Jahrb. XXIII—XXV. 1907—1908. Die Pterobranchier des Indischen Ozeans. Ebenda. XXVIII. 1910. F. Braem, Pterobranchier und Bryozoen. Zool. Anz. 1911. Vgl. außerdem die Arbeiten von Allman, G. O. Sars, Ehlers, A. Lang.

reichen Scheibe (Kopfscheibe) entwickelt, die dem Tier von *Cephalodiscus* auch als Kriechscheibe dient; der zweite schmale Abschnitt (Kragen) trägt ventral die Mundöffnung, dorsal jederseits bei *Rhabdopleura* einen, bei *Cephalodiscus* fünf, sechs oder acht mit zahlreichen Tentakeln besetzte, bei *Cephalodiscus* zuweilen am Ende geknöpfte Arme (Tentakelträger), in die hinein das Kragencoelom Divertikel entsendet; der dritte Abschnitt, der Rumpf, ist sackförmig und besitzt bei *Cephalodiscus* einen ventralen Stiel (mit endständigem Haftnapf), in welchem die Längsmuskeln der Ventralseite zusammenlaufen. Dieser kontraktile Stiel setzt sich bei *Rhabdopleura* in den Stolo fort, der die Einzeltiere verbindet (Fig. 782). Der vorderste unpaare Coelomsack nimmt



Fig. 780. *Cephalodiscus dodecalophus* von der Ventralseite gesehen (nach Mac Intosh). 20/1
O Mund, *Ms* Kopfscheibe, *St* Stiel, *K* Knospe.

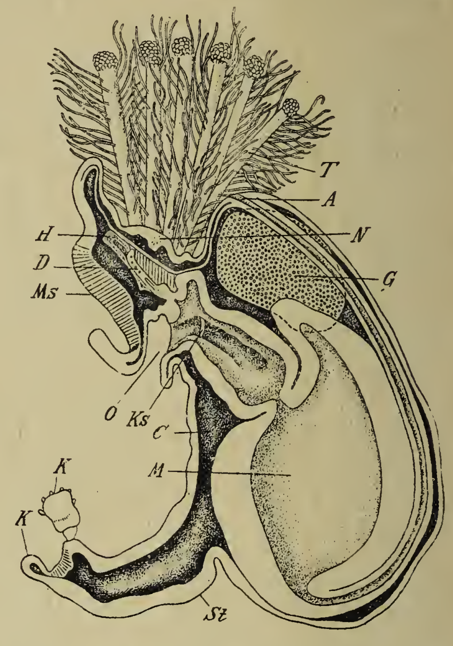


Fig. 781. *Cephalodiscus dodecalophus* im Medianschnitt, schematisch (nach Schepotieff).
A After, *C* Rumpfcoelom, *D* vorderes Darmvertikel, *G* Ovarium, *H* Herzblase, *K* Knospen, *Ks* Kiemenspalte, *M* Magen, *Ms* Kopfscheibe, *N* Kragenmark (Zentralnervensystem), *O* Mund, *St* Stiel, *T* Tentakel.

die Kopfscheibe ein und öffnet sich durch zwei Poren nach außen, desgleichen der zweite paarige, den Kragen einnehmende Coelomabschnitt, auf welchen im Rumpf ein drittes Paar von Coelomsäcken folgt. Der Darm ist U-förmig gebogen; er weist im vorderen Teile ein dorsales, gegen die Kopfscheibe ragendes Divertikel, bei *Cephalodiscus* außerdem zwei Kiemenspalten auf; der After mündet dorsal weit vorn. Das Nervensystem wird wie bei *Helminthomorphen* von einer subepithelialen Nervenschichte gebildet. Als Zentralteil ist ein Ganglion an der Dorsalseite der Kragenregion anzusehen. Von demselben geht ein dorsaler starker Nervenstamm in die Kopfscheibe, ferner ein hinterer dorsaler Nerv sowie seitliche Nerven aus, die sich vor dem Stiel zu einem ventralen Nervenstamme vereinigen.

Auch ein System von Gefäßen, ähnlich jenem der Helminthomorphen, ist beobachtet. Eine sog. Herzblase findet sich in der Kopfscheibe, dem Vorderende des vorderen Darmdivertikels angelagert.

Die Tiere sind getrenntgeschlechtlich oder hermaphroditisch. Die säckchenförmige, bei *Rhabdopleura* unpaare (nur rechts vorhandene) Genitaldrüse mündet an der Dorsalseite des Rumpfes vor dem After. Außerdem pflanzen sich die Pterobranchier durch Knospung fort. Die Knospen entstehen bei *Cephalodiscus* am Ende des Stieles, bei *Rhabdopleura* an den freien Stoloenden. Die Entwicklung ist eine Metamorphose. Die Larven von *Cephalodiscus* ähneln jenen der Bryozoen (Bugula).

Die Tiere von *Cephalodiscus* leben kolonieweise in zuweilen verzweigten Röhren, die von den Tieren ausgeschieden werden; sie sind innerhalb derselben frei beweglich und halten sich mittels der am Ende des Stieles vorhandenen Saugscheibe fest. *Rhabdopleura* bildet verzweigte Stöcke, in denen die Tiere durch Stolonen verbunden sind.

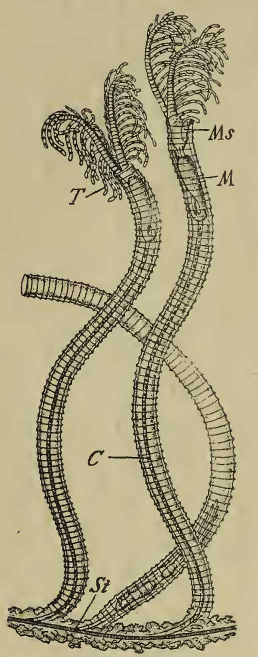


Fig. 782. *Rhabdopleura mirabilis* (nach O. Sars). ca. $^{10}/_{1}$ *C* kontraktiler Strang, *M* Magen, *Ms* Kopfscheibe, *St* Axialstrang, *T* Tentakel.

Fam. *Cephalodiscidae.* Tiere frei innerhalb der Röhre beweglich, in Kolonien lebend. *Cephalodiscus dodecalophus* M'Int. Mit sechs Paaren von Armen. Magellanstr. (Fig. 780). *C. inaequatus* Andersson. Beim Weibchen fünf, beim Männchen sechs Armpaare. *C. solidus* Andersson. Mit acht Armpaaren. Antarkt., Graham-Region. *C. sibogae* Harmer. Männchen mit nur einem Armpaar. Malaiisch. Arch.

Fam. *Rhabdopleuridae.* Stöckchen bildend, Tiere durch Stolonen verbunden. Mit nur zwei Armen. Kiemenspalten fehlen (Fig. 782). *Rhabdopleura normani* Allm. Atl. Oz.

Die fossilen paläozoischen *Graptolithen* dürften Röhren von Pterobranchiern sein.

7. Kladus. **Echinoderma, Stachelhäuter.**[1])

Coelomopora von sekundär-radiärem fünfstrahligem Bau, mit kalkigem, oft stacheltragendem Unterhautskelet, mit kompliziert entwickeltem Ambulacralgefäßsystem.

---

[1]) Fr. Tiedemann, Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzfarbigen Seesternes und des Stein-Seeigels. Heidelberg 1820. Joh. Müller, Über den Bau der Echinodermen. Abhandl. Akad. Berlin. 1854. Über die Larven und Metamorphose der Echinodermen. Ebenda. 1848—1854. A. Agassiz, Embryology of the Starfish. Mem. Mus. Harvard Coll. V. 1877. E. Metschnikoff, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1869. H. Ludwig, Morphologische Studien an Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1877—1882. Zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Sitzgsb. Akad. Berlin. 1891. E. Selenka, Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883. O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1884—1889.

Die Echinodermen bilden eine wohlabgeschlossene, ausschließlich marine Tiergruppe. Der Körper der Echinodermen läßt eine Oralseite mit dem Munde von einer gegenüberliegenden Apikalseite unterscheiden und erscheint in der Anordnung seiner Teile im Typus fünfstrahlig gebaut, zuweilen treten 4, 6 oder mehr Strahlen auf. Bei den regulär ausgebildeten Formen sind um eine durch den Oral- und Apikalpol zu ziehende Hauptachse fünf Abschnitte zu unterscheiden, in welche die Ambulakralstämme, Nervenstämme etc. fallen; sie werden als Radien oder *Ambulacra* bezeichnet, während die dazwischenfallenden Körperstücke als Interradien oder *Interambulacra* unterschieden werden (Fig. 783 und 13).

Der radiäre Körperbau der Echinodermen ist sekundär einer bilateralsymmetrischen Grundform aufgeprägt — es zeigt dies in erster Linie die Bilateralsymmetrie der Larvenform — und ist auf die festsitzende Lebensweise ursprünglich freibeweglicher bilateralsymmetrischer Stammformen zurückzuführen. (Vielleicht sind die Pterobranchia Reste solcher Stammformen.) Auch unter den heute lebenden Echinodermen gibt es eine Gruppe, die *Pelmatozoa,* welche im entwickelten Zustande oder wenigstens in der Jugend festsitzend sind, während alle übrigen Echinodermen, die *Echinozoa (Eleutherozoa),* keinen festsitzenden Zustand mehr aufweisen. Den *Pelmato-*

R. Semon, Die Entwicklung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Ebendas. XXII. 1888. F. u. P. Sarasin, Über die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen. Ergeb. Ceylon. I. 1888. L. Cuénot, Études morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biol. XI. 1891. H. Théel, On the Development of Echinocyamus pusillus. Nova Acta Soc. sc. Upsala. 1892. H. Bury, The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. micr. sc. XXXVIII. 1896. S. Goto, The Metamorphosis of Asterias pallida etc. Journ. Coll. of Sc. Tokio. X. 1898. W. Thomson, On the Embryology of Antedon rosaceus. Phil. Transact. Roy. Soc. CLV. 1865. W. B. Carpenter, Researches on the Structure, Physiology and Development of Antedon rosaceus. Ibid. 1866. J. Barrois, Recherches sur le développement de la Comatule. Rec. Zool. Suisse. IV. 1888. E. Perrier, Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris. 1889—1890. O. Seeliger, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden (Antedon rosacea). Zool. Jahrb. VI. 1893. A. Russo, Studii su gli Echinodermi. Atti Accad. Gioenia. Catania. 1902. A. Masterman, The Early Development of Cribrella oculata etc. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. XL. 1902. V. Pietschmann, Zur Kenntnis des Axialorgans und der ventralen Bluträume der Asteriden. Arb. zool. Inst. Wien. XVI. 1905. W. Schurig, Anatomie der Echinothuriden. Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp. V. 1906. E. W. MacBride, The development of Echinus esculentus etc. Phil. Transact. Roy. Soc. London 1903. The development of Ophiothrix fragilis. Quart. Journ. micr. sc. LI. 1907. K. Heider, Über Organverlagerungen bei der Echinodermen-Metamorphose. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1912. L. v. Ubisch, Die Anlage und Ausbildung des Skeletsystems einiger Echiniden und die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago. Zeitschr. f. wiss. Zool. CIV. 1913. S. Becher, Stachelhäuter. Handwörterb. d. Naturwiss. IX. 1913. Vgl. ferner: Echinodermata in Bronns Klassen u. Ordnungen des Thierr. Bearb. von H. Ludwig u. O. Hamann, 1889—1904; sowie die Schriften von Forbes, Bell, P. H. Carpenter, Greeff, Goette, Bütschli, Fewkes, Pfeffer, J. Wagner, Grave, Bather, Reimers, Gemmill u. a.

zoa gehören in der heutigen Lebewelt die *Crinoidea*, den *Echinozoa* die *Asteroidea* (Seesterne), *Ophiuroidea* (Schlangensterne), *Echinoidea* (Seeigel) und *Holothurioidea* (Seewalzen) an.

Die Abstammung der Echinodermen von bilateralsymmetrischen Formen kommt auch noch beim ausgebildeten Tier einigermaßen zum Ausdruck, indem einzelne unpaare Organe (wie Steinkanal, Axialorgan) vorhanden sind, welche nicht in die Hauptachse fallen, ohne daß aber eine Teilungsebene durch das das unpaare Organ enthaltende Strahlstück der ursprünglichen Symmetrieebene des Körpers entspräche. Es ist somit für die Echinodermen eine Asymmetrie im Bau eigentümlich (H. Ludwig).

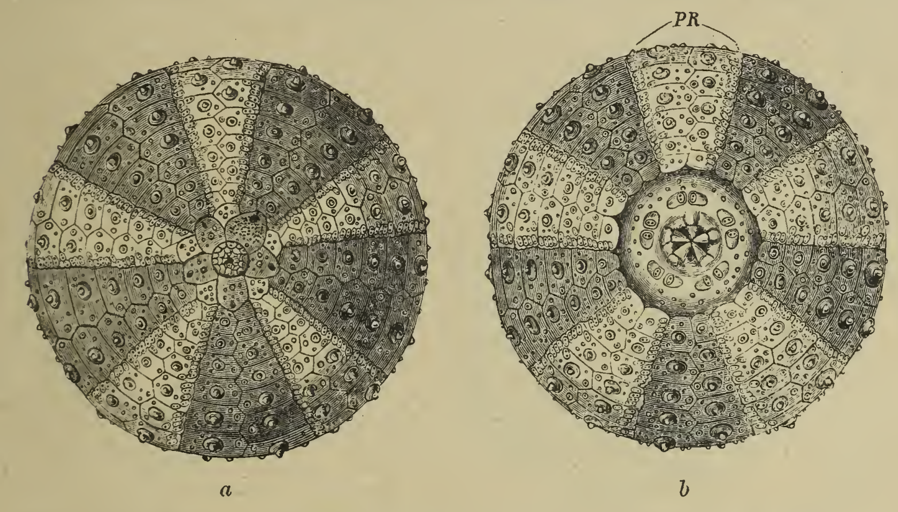


Fig. 783. Schale eines regulären Seeigels (*Strongylocentrotus droebachiensis*). $^1/_1$
a Apikalseite. In der Mitte das Afterfeld, in seinem Umkreis die fünf interradialen Genitalplatten, von denen die rechte vordere zugleich Madreporenplatte ist. Zwischen den Genitalplatten radial die kleinen, von einem Porus (für den Sinnestentakel) durchsetzten fünf Ocellarplatten. — b Oralseite. *PR* Porenreihen im vorderen Radius. Um den Mund (mit den fünf Zähnen) auf dem Peristom fünf Plattenpaare (Buccalplatten) mit den Poren der oralen Ambulakralfüßchen.

Aus der sekundär radiären *regulären* Echinodermenform hat sich in verschiedener Weise tertiär eine Bilateralsymmetrie bei manchen Formen ausgebildet. Eine solche findet sich bei einigen Seeigeln, indem der eine Radius eine ungleiche Größe erlangt. Bei den sog. *irregulären* Seeigeln schreitet die zweiseitig-symmetrische Gestaltung weiter vor. Nicht nur daß der unpaare Radius eine abnorme Größe und Form erhält, daß die Winkel, unter welchen sich der Hauptstrahl mit den Nebenstrahlen schneidet, nur paarweise gleichbleiben, auch die Afteröffnung rückt bei den *Clypeastroideen* (Fig. 784) aus dem Scheitelpole nach der oralen Hälfte in den unpaaren Interradius, während sich bei den *Spatangoideen* zugleich der Mund in der Richtung des unpaaren Radius nach vorne verschoben zeigt (Fig. 785). Mit dieser Verschiebung des Mundes erfahren die zwei hinteren Ambulakren (Bivium) eine Verlängerung und erscheinen in größerem Umfange an der Bildung der Oralfläche des Körpers beteiligt. In ganz anderer

Weise ist bei zahlreichen *Holothurien* eine Bilateralsymmetrie entwickelt. Mund und After behalten hier ihre normale Lage und der walzenförmige Körper flacht sich parallel zur Hauptachse zu einer Kriechsohle ab, welcher drei Radien (Trivium), in der Mitte der dem dorsalen Genitalorgan gegenüberliegende Radius, angehören.

Was die unter den Echinodermen auftretenden (regulären) Formentypen anbelangt, so zeigen die Seeigel *(Echinoidea)* eine oral etwas abgeflachte sphäroidische Gestalt. In der Hauptachse liegt der Mund, ihm gegenüber der After in dem als Periproct bezeichneten Felde (Fig. 783). Durch Verlängerung der Achse ergibt sich die Walzenform der *Holothurioidea* (Fig. 786). Die Gestalt der Seesterne *(Asteroidea)* (Fig. 813) ist durch Verkürzung des Körpers in der Hauptachse sowie Ausbreitung der Ambulakren auf der oralen Seite abzuleiten, wobei die Radien (Ambulakren) armförmig hervortreten und die apikale Körperwand von einer von Kalktafeln durchsetzten Haut gebildet wird. Die pentagonale Scheibenform mancher Seesterne kann als Übergang dienen (Fig. 814); die Arme erscheinen hier bloß als Ecken der Scheibe. Bei den *Ophiuroidea* sind die Arme von der kleinen Scheibe schärfer abgesetzt, in der Regel einfach, selten verzweigt. Der Körper der *Crinoidea* (Fig. 811, 812) ist kelchförmig und setzt sich in gleichfalls bewegliche, einfache oder verästelte schlanke Arme fort, die gegliederte Seitenanhänge *(Pinnulae)* tragen, welche alternierend den einzelnen Armgliedern zugehören und im Grunde nur die äußersten Armzweige repräsentieren. Die Crinoideenarme sind nicht den Armen der Asteroideen und Ophiuroideen vergleichbar, sondern Bildungen eigener Art. Dazu kommt bei den Crinoideen, bei den *Antedoniden* nur in der Jugend, der am apikalen Körperpole entspringende gegliederte Stiel, mittels dessen die Tiere mit nach oben gekehrtem Mund festsitzen (Fig. 810, 811). Den Crinoideen gegenüber, deren Mund ihrer festsitzenden Lebensweise entsprechend nach aufwärts gerichtet ist, bewegen sich die Echinoideen, Asteroideen und Ophiuroideen mit nach unten gerichtetem Munde, während bei den Holothurien der Mund bei der Bewegung nach vorne gerichtet liegt.

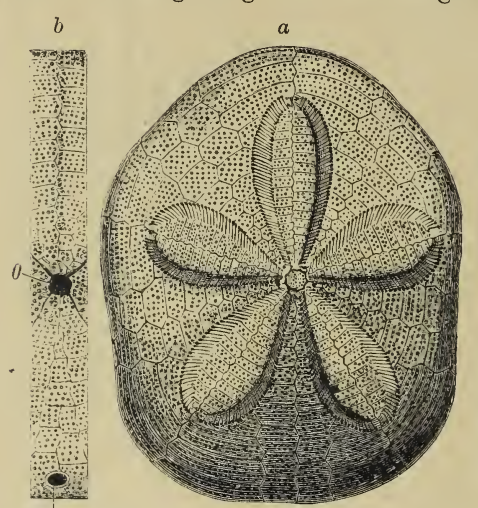
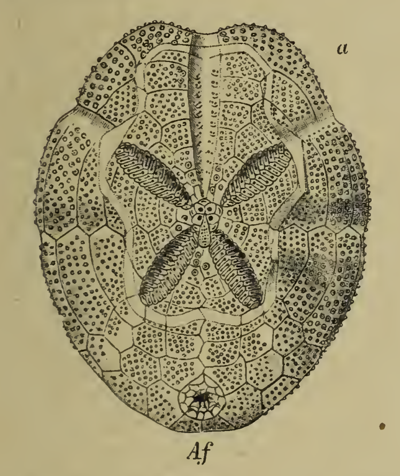


Fig. 784. *Clypeaster rosaceus.* $^3/_5$
a Apikalansicht. Im Zentrum die Madreporenplatte, umgeben von den fünf Genitalporen und der Ambulacralrosette. *b* medianer Teil der Oralfläche. *O* Mund, *A* After.

Als allgemeiner Charakter der Echinodermen erweist sich die Entwicklung kalkiger Skeletteile von charakteristischem netzförmigem Gefüge in

dem Bindegewebe, vor allem der Unterhaut. Bei den *Holothurien* bleiben diese Skeletbildungen auf einen in der Umgebung des Schlundes gelegenen, aus zehn Stücken gebildeten Kalkring und auf isolierte, bestimmt gestaltete Kalkkörper (Fig. 787) beschränkt, welche in Form von gegitterten Täfelchen, Stülchen, Rädchen oder Ankern im Integumente eingelagert sind; in diesem Falle ist ein kräftiger Hautmuskelschlauch vorhanden, bestehend aus fünf oder zehn starken radialen Längsmuskelbündeln, denen vorn der Kalkring zur Befestigung dient, und zwischen ihnen aus einer Lage von Ringfasern, welche die innere Oberfläche der Haut auskleidet.

Bei den übrigen Echinodermen läßt sich ein apikaler und oraler Abschnitt eines Plattenskeletes mit fünfstrahliger Anordnung seiner Teile unterscheiden.



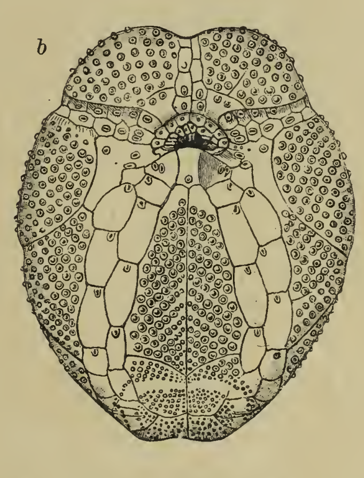


Fig. 785. Schale eines Seeigels der Spatangiden-Gruppe *(Brissopsis lyrifera).* $^{1 \cdot 3}/_1$
a Apikalseite mit vier Genitalporen und Madreporenplatte im hinteren Interradius. *Af* After. — *b* Oralseite, mit dem nach vorne gerückten Munde.

Ausgehend vom Primärskelet der *Antedon*larve (Fig. 810 *b*), sehen wir dasselbe im apikalen Abschnitte, dem Kelche, aus einem den Apex des Kelches einnehmenden *Centrale*, dem sich 5 interradiale *Basalia* (Interradialia) und weiter 5 radiär gelagerte Skeletplatten, die *Radialia*, anschließen, bestehen; im oralen Abschnitte finden wir 5 um den Mund interradial gelagerte *Oralia*. Bei den Larven der *Asteroideen, Ophiuroideen* und *Echinoideen* erscheinen im oralen Abschnitte des Primärskeletes 5 radiale Platten, die *Terminalia* (Fig. 788).

Zu diesem Primärskelet kommen später neue Plattensysteme (perisomatisches Skelet) hinzu, die als *Ambulacralia, Interambulacralia* etc. bezeichnet werden.

Ob die miteinander verglichenen und gleichbenannten Platten in allen Fällen als homolog anzusehen sind, bleibt zweifelhaft.

Bei den *Crinoideen* finden sich am ausgebildeten Tiere außer Primärplatten als wichtigste Skeletteile die apikalwärts gelagerten Brachialia der

Arme, an der Oralseite die Saumplättchen (Ambulacralia) der Ambulakralfurchen. Dazu kommt bei den gestielten Formen das aus runden oder fünfeckigen Gliedstücken aufgebaute Skelet des Stieles.

Fig. 786. *Cucumaria planci.* 2/3 *T* Tentakeln, die zwei ventralen kleiner. *Af* Ambulakralfüßchen.

Bei den *Asteroideen* und *Ophiuroideen* ist an der Oralseite längs der Ambulakren ein bewegliches Hautskelet mit inneren wirbelartig verbundenen Kalkstücken (sog. Wirbeln) ausgebildet (Ambulakralplatten), an die sich lateral marginale Plattenreihen anschließen (Fig. 790, 794). Es endet an der Spitze des Armes mit einer einfachen Skeletplatte, dem *Terminale.* Die apikale Fläche wird von einer mit Kalkgebilden erfüllten Haut gebildet. Unter diesen Kalkgebilden lassen sich im Jugendzustande (Fig. 788) vom primären Apikalplattensystem das Zentrale, die Basalia und die Radialia in unmittelbarer Aneinanderlagerung erkennen. Bei den erwachsenen Tieren hingegen werden diese Primärplatten mit seltenen Ausnahmen, in denen Zentrale und Basalia noch aneinanderstoßen *(Cnemidaster)*, durch die Entwicklung sekundärer Platten auseinandergedrängt, wobei Basalia und Radialia bei den *Asteroideen* an der Apikalseite der Scheibe verbleiben. Bei den *Ophiuroideen* dagegen werden die apikalen Teile der Scheibe in den Interradien oralwärts verschoben; damit gelangen fünf primäre, vielleicht den Basalia homologe Interradialia an die Oralseite und werden zu den *Mundschildern* (Fig. 815).

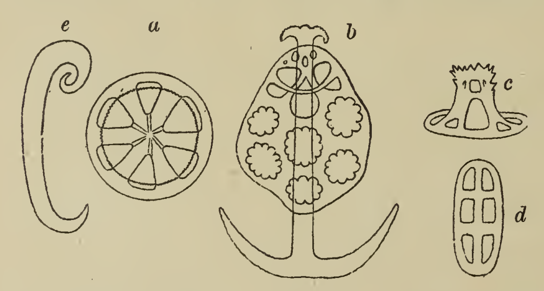


Fig. 787. Kalkkörper aus der Haut von *Holothurien.* *a* Rädchen von *Taeniogyrus (Chiridota) contortus*, *b* Anker mit Stützplatte einer *Synaptide*, *c* Stühlchen, *d* Platten von *Holothuria impatiens*, *e* Haken von *Taeniogyrus (Chiridota) contortus* (nach H. Ludwig, *b* nach Selenka).

Bei den *Echinoideen* nimmt das apikale Skelet nur einen kleinen Teil der Schale ein; es wird der Apikalpol nur bei *Salenia* (Fig. 789) und im Jugendzustande von einer Zentralplatte allein eingenommen, während sonst bei den erwachsenen Seeigeln an deren Stelle ein von kleinen sekundären Kalktäfelchen erfülltes Feld (Periproct) mit der Afteröffnung sich findet; in dessen Umgebung

folgen vom primären Apikalskelet nur 5 Basalia (Genitalplatten) mit je einer Genitalöffnung. An diese schließen sich 5 je einen Sinnestentakel tragende Skeletplatten, die Ocellarplatten, an, welche den Terminalia der Asteroideen und Ophiuroideen entsprechen und somit bereits dem oralen Skeletsystem angehören (Fig. 783). An diese reiht sich oralwärts bis zu der den Mund umgebenden Haut ein mächtiges unbewegliches Hautskelet, bestehend aus 20 in Meridianen angeordneten Reihen von festen Kalkplatten, die durch Nähte verbunden eine unbewegliche Kapsel (Schale, Corona) zusammensetzen. Diese Plattenreihen scheiden sich in zwei Gruppen von je 5 Paaren, von denen die einen, die Ambulakralplatten, in die Radien hineinfallen und von Öffnungen zum Durchtritt der Ambulakralfüßchen durchbrochen sind, die anderen, ebenfalls paarweise nebeneinander laufenden Reihen den Interradien angehören und jener Poren entbehren (Interambulakralplatten). In einigen Fällen setzen sich Ambulakral- und Interambulakralplatten oder nur erstere auf die Mundhaut in beweglich verbundenen Reihen fort.

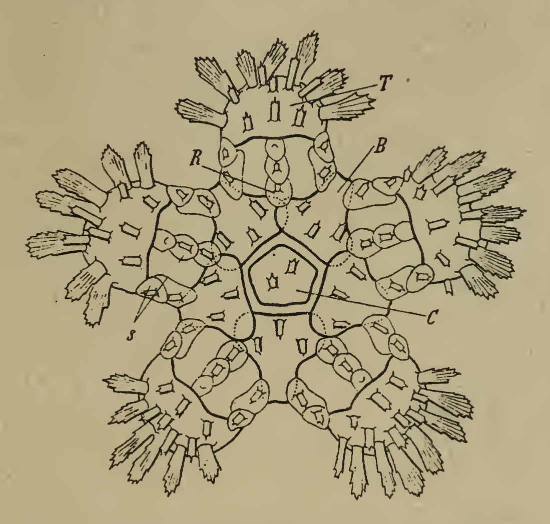


Fig. 788. Junger *Asterias glacialis*, Apikalansicht (nach Lovén, Deutung teilweise verändert).
C Zentrale, B Basalia (das bezeichnete die Madreporenplatte), R (primäre) Radiala, T Terminalia, s sekundäre Skeletplatten.

Als Anhänge des Hautpanzers sind bei *Echinoideen*, *Asteroideen* und *Ophiuroideen* mannigfach gestaltete *Stacheln* sowie die auf solche zurückführbaren *Sphaeridien* und *Pedicellarien* zu erwähnen (Fig. 791). Die Stacheln sind bei den Seeigeln auf warzenförmigen Tuberkeln der Schalenplatten durch Muskeln beweglich eingelenkt; bei *Spatangoideen* treten auf den sog. Fasciolen borstenförmige, am Ende verdickte kleine Stacheln *(Clavulae)* auf. *Asthenosoma* besitzt Giftstacheln, deren Spitze von einem Giftbeutel umgeben ist. Sehr verbreitet kommen bei den Seeigeln auf den Ambulakren glashelle, mit Wimperepithel bekleidete sphäroidische Körperchen, die *Sphaeridien* (Fig. 816), vor, welche wahrscheinlich die Bedeutung von (viel-

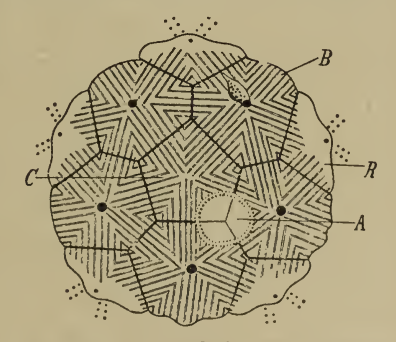


Fig. 789. Apikalskelet von *Salenia*.
C Zentralplatte, B Basalia (Genitalplatten, die bezeichnete die Madreporenplatte), R Terminalia (Ocellarplatten), A After (nach Lovén).

leicht statischen) Sinnesorganen haben. Die Pedicellarien (Fig. 792) sind gestielte oder sitzende zwei-, drei oder vierschenkelige Greifzangen, welche besonders den Mund der Seeigel umstellen, bei Seesternen auf der Aboralfläche sich finden; bei Echinoideen sind sie zuweilen auch an der Zange und am Stiel mit Drüsen ausgestattet (Drüsenpedicellarien) oder es ist der obere Teil des Pedicellars mit der Greifzange verkümmert (Globiferen). Die Pedicellarien funktionieren wahrscheinlich als Schutzorgane zur Reinhaltung des Körpers.

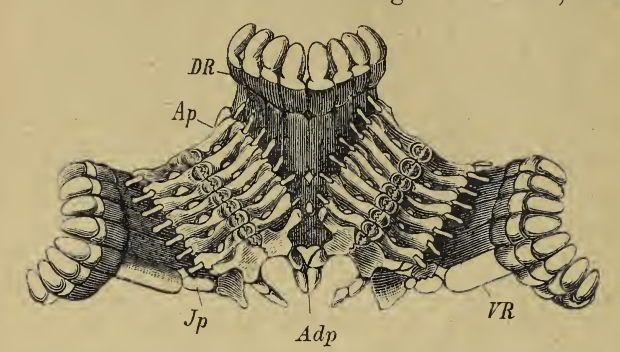


Fig. 790. Skeletplatten von *Astropecten hemprichi* M. T. (nach J. Müller).

DR dorsale Randplatten, *VR* ventrale Randplatten, *Ap* Ambulakralplatten, *Jp* intermediäre Interambulakralplatten (Ventrolateralplatten), *Adp* vorderste Adambulakralplatten, eine Mundecke bildend.

Der Darmkanal der Echinodermen zerfällt in Speiseröhre, Magendarm und Enddarm. Der Mund liegt in der Hauptachse des Körpers, der After am entgegengesetzten apikalen Pole, meist etwas exzentrisch in einem Interradius, zuweilen oralwärts verschoben, bei den *Crinoideen* dagegen an der oralen Kelchdecke in der Nähe des Mundes (Fig. 811). Eine Afteröffnung fehlt bei den *Ophiuroideen* und *Astropectiniden.* Bei den *Crinoideen, Echinoideen* und *Holothurien* ist der Darm ein zylindrisches Rohr von ansehnlicher Länge und verläuft entweder in einer flachen horizontalen Spiraltour im Sinne des Uhrzeigers, wie bei den Crinoideen (Fig. 810 *d*), oder wie bei den Seeigeln in einer zurücklaufenden Schlinge, an der Innenseite der Schale durch Mesenterialfäden befestigt (Fig. 795), bei den Holothurien dreifach zusammengelegt an einem Mesenterium suspendiert (Fig. 796). Bei fast allen *Echinoideen* findet sich

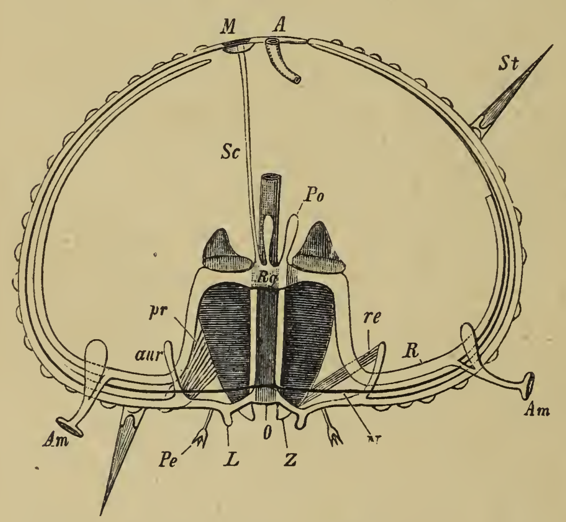


Fig. 791. Diagramm zur Darstellung der Organsysteme eines Seeigels (nach Huxley).

O Mund, *Z* Zähne, *L* Lippe, *aur* Auriculae der Schale, *re* Retraktoren, *pr* Protraktoren des Zahngestells (Laterne), *Po* Polische Blasen, *Rg* Ringgefäß, *R* Radialgefäß des Ambulakralsystems mit Seitenzweigen zu den Ambulakralfüßchen *(Am)*, *Sc* Steinkanal, *M* Madreporenplatte, *St* Stachel, *Pe* Pedicellarie, *A* After, *N* Nervensystem.

ein Nebendarm, der an der Innenseite längs des Mitteldarmes in einer ansehnlichen Strecke verläuft. Bei den *Asteroideen* und *Ophiuroideen* ist der Darm sackförmig und bei den *Asteroideen* mit verästelten Blindsäcken versehen (Fig. 800), von denen die des Magendarmes als fünf Paare gelappter Schläuche in die Arme hineinreichen, jene des Afterdarmes in den Interradien liegen und kurze Aussackungen bilden.

Die Nahrungszufuhr erfolgt bei den *Crinoideen* durch von der Mundöffnung aus bis zu den letzten Armanhängen (Pinnulae) verlaufende Wimperrinnen (Ambulakralfurchen). Bei *Holothurien* dienen die Tentakel der Nahrungsaufnahme. Bei *Asteroideen* und *Ophiuroideen* finden sich in der Umgebung des Mundes vorragende, mit Spitzen besetzte Platten des Skelets (Mundskelet), oder es bilden, wie bei den *Regularia* und *Clypeastroideen,* spitze, von Schmelzsubstanz überzogene Zähne einen kräftigen, beweglichen Kauapparat, welcher in der Umgebung des Schlundes durch ein System von Platten und Stäben (Laterne des Aristoteles) gestützt wird (Fig. 791).

Das Coelomsystem der Echinodermen besteht bei der bilateralsymmetrischen Dipleurulalarve (wie bei Enteropneusten) aus jederseits drei Abschnitten, die von vorn nach hinten als Axocoel, Hydrocoel und Somatocoel (K. Heider) bezeichnet wurden (Fig. 802). Bei der Entwicklung zur radiären Form erfahren Axocoel und Hydrocoel der rechten Seite eine weitgehende oder vollständige Rückbildung. Aus dem Axocoel der linken Seite entsteht der Axialsinus (Parietalkanal der *Crinoideen*); es öffnet sich durch einen dorsalen Porus nach außen. Aus dem Hydrocoel der linken Seite geht das Ambulakralgefäßsystem hervor, das durch den sog. Steinkanal mit dem linken Axocoel in Verbindung steht. Von den beiden Somatocoelsäckchen, welche die Leibeshöhle bilden, gelangt das rechte an die apikale, das linke an die orale Seite des ausgebildeten Echinoderms (Fig. 807) und damit das von ihnen gebildete dorsoventral verlaufende Mesenterium (die *Holothurioideen* ausgenommen) in horizontale Lagerung. Bei den *Crinoideen* ist das apikale Somatocoel das umfangreichere; bei den Echinozoa ist es meist sehr verkleinert, der ursprüngliche Verlauf des trennenden Mesenteriums wird durch die Lage des Genitalstranges bezeichnet.

Das Somatocoel der ausgebildeten Echinodermen, insbesonders bei den *Echinoideen* und *Holothurioideen* ist geräumig und besitzt bei *Asteroideen, Ophiuroideen* und *Crinoideen* auch Fortsetzungen in die Arme. Das ursprüngliche horizontale Mesenterium ist meist stark reduziert und sein Ansatz bei den Echinozoa durch den Verlauf des Genitalsinus bezeichnet; bei den *Holothurioideen* ist das dorsale Mesenterium erhalten und nimmt nicht einen horizontalen, sondern entsprechend der Verlagerung der Somatocoelsäcke einen von der Dorsalseite nach hinten und links gerichteten spiraligen Verlauf. Die Somatocoelhöhle wird von einem meist bewimperten Epithel ausgekleidet und enthält eine amoeboide Zellen führende Flüssigkeit (Coelomflüssigkeit); besondere wimpertrichterförmige Bildungen (Wimper-

urnen) der Somatocoelwand sind bei *Synaptiden* und *Crinoideen* beobachtet. Die Somatocoelhöhle der *Crinoideen* ist sekundär in zahlreiche Maschenräume geteilt.

Seinem Ursprunge nach dem linken (oralen) Somatocoel gehört das bei den Echinozoa (Eleutherozoa) vorhandene sog. *Pseudohaemal-* oder *Sinussystem* an. Es ist ein Begleiter des zentralen Nervensystems an dessen Innenseite und besteht demgemäß aus einem Ringkanal und davon ausgehenden radiären Pseudohaemalkanälen (Fig. 794) mit Seitenästen. Bei *Echinoideen* und *Holothurioideen* ist der orale Ringsinus zu einem großen den Schlund umgebenden Peripharyngealsinus geworden, der bei den kiefertragenden Seeigeln durch die sog. Laternenmembran gegen das übrige Somatocoel hin abgegrenzt ist. Von dieser Membran bilden sich gegen das Somatocoel zu bei einer Anzahl von Seeigeln schlauchförmige Ausstülpungen (Stewartsche Organe). Zum Pseudohaemalsystem gehört ferner der apikale Genitalsinus; ein Derivat des aboralen Somatocoels ist das sog. gekammerte Organ (Fig. 810 *d*) der *Crinoideen*, das an der Basis des Kelches liegt und bei den mit Stiel versehenen Formen Fortsetzungen durch den ganzen Stiel entsendet.

Fig. 792. Pedicellarie eines *Phyllacanthus* (nach Perrier).

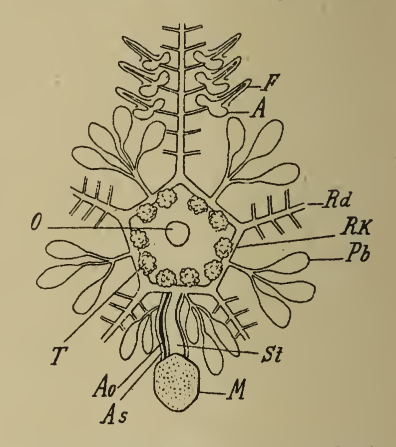


Fig. 793. Hauptteile des Ambulakralgefäßsystems von *Astropecten aurantiacus*, etwas schematisch (Orig.). *Rk* Ringkanal, *Rd* Radiärgefäß, *A* Ampullen, *F* Füßchen, *Pb* Polische Blasen, *T* Tiedemannsche Körperchen, *M* Madreporenplatte, *St* Steinkanal, *Ao* Axialorgan (sog. Herz), *As* Axialsinus, *O* Mund.

Einen besonderen Teil des Coelomsystems bildet der aus dem linken Axocoel hervorgegangene *Axialsinus*. Er ist bei *Asteroideen* (Fig. 793), *Ophiuroideen* und *Echinoideen* ein kanalartiger Raum, der von der Madreporenplatte gegen den Ringkanal des Ambulakralgefäßsystems verläuft und bei *Asteroideen* sich in einen zum oralen Ringsinus parallel gelagerten Ringkanal (innerer oraler Ringsinus) fortsetzt. Der Axialsinus umschließt das sog. *Axialorgan* (auch Herz genannt) und den Steinkanal (Fig. 793). Den *Holothurioideen* scheint der Axialsinus zu fehlen (vielleicht entspricht das Madreporenköpfchen des Steinkanales einem solchen); sie haben auch kein Axialorgan. Der Axensinus der *Crinoideen* ist als Parietalkanal bei der Antedonlarve bekannt; er verschmilzt später mit dem Somatocoel; wahrscheinlich ist der zentrale Coelomabschnitt, der das Axialorgan enthält, ein Teil desselben.

Die höchste Differenzierung erfährt das linke Hydrocoel, welches sich zu dem den Echinodermen eigentümlichen *Ambulakral-* oder *Wassergefäß-*

system entwickelt, das mit schwellbaren äußeren Hautanhängen in Verbindung tritt.

Das Ambulakralgefäßsystem (Fig. 793) besteht aus einem den Schlund umfassenden Ringkanal und aus in den Strahlen (Ambulakren) liegenden radiären Stämmen, welche an der Innenfläche ihrer Wandung bewimpert und mit einer wässerigen Flüssigkeit gefüllt sind, in der auch amoeboide Zellen sich finden. In das Ringgefäß münden meist blasige Schläuche, die *Polischen Blasen,* und traubige Anhänge *(Tiedemannsche Körperchen* der Asteroideen), welche mit die Bedeutung von Lymphdrüsen besitzen. Sodann verbindet sich in einem Interradius mit demselben der *Steinkanal,* welcher die Kommunikation des flüssigen Inhalts mit dem Seewasser vermittelt. Der Steinkanal, von den häufigen Kalkablagerungen seiner Wandung so genannt, verläuft zu einer an der Körperwand stets interradial gelegenen porösen Kalkplatte, der *Madreporenplatte.* Bei *Echinoideen* und *Ophiuroideen* mündet der Steinkanal nicht direkt nach außen, sondern in den an die Madreporenplatte stoßenden Teil des Axialsinus (sog. Madreporenampulle), in welchen die Poren der Madreporenplatte einführen. Auch bei *Asteroideen* erhält sich teilweise diese ursprüngliche Kommunikation zwischen Steinkanal und Axialsinus.

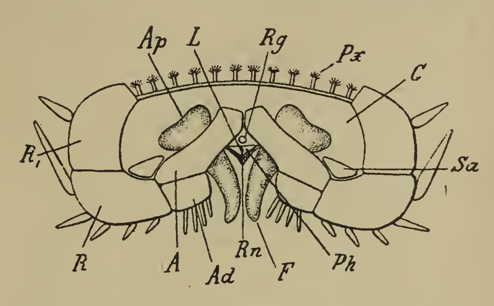


Fig. 794. Querschnitt durch den Arm von *Astropecten* (schematisch mit Weglassung der Darmblindsäcke, kombiniert, nach H. Ludwig).

A Ambulakralstück (= Wirbelhälfte), *Ad* Adambulakralplatte, *R* untere, R_1 obere Randplatte, *Sa* Superambulakralstück, *Px* Paxillen der Apikalhaut, *Ap* Ampulle, *F* Füßchen, *Rg* radiäres Ambulakralgefäß, *L* Blutlakune, *Ph* Pseudohaemalkanal, *Rn* Radialnerv, *C* Coelom.

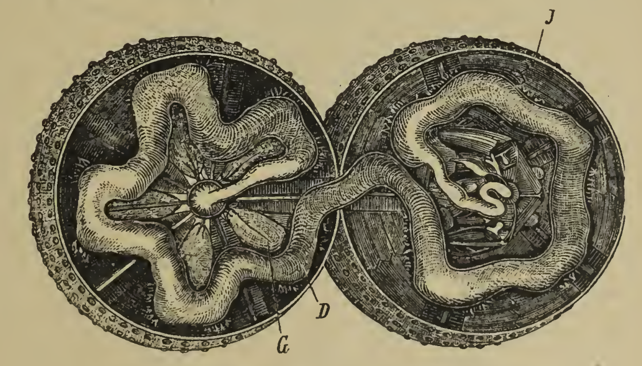


Fig. 795. Seeigel. mittels Äquatorialschnittes geöffnet (nach Tiedemann).

D Darmkanal, durch Mesenterialfäden an der Schale befestigt, *G* Genitalorgane, *J* Interradialplatten.

Als Madreporenplatte fungiert bei den *Echinoideen* und *Ophiuroideen* eine Interradialplatte, die bei ersteren als Genitalplatte an der Apikalseite (Fig. 783), bei letzteren an der Oralseite als Mundschild liegt. Bei einigen *Echinoideen* verbreiten sich die Madreporenöffnungen über mehrere Apikalplatten (Fig. 784). Bei den *Asteroideen* ist entweder auch ein Basale (primäre Interradialplatte) der Apikalwand zur Madreporenplatte umgebildet, oder es ist eine besondere

interradiale Platte dicht am distalen Rande der gleichwertigen primären Interradialplatte als Madreporenplatte entwickelt. Mehrere Steinkanäle und Madreporenplatten besitzen jene *Asteroideen* und *Ophiuroideen*, die sich durch Schizogonie vermehren. Bei den *Holothurien* fehlt die Madreporenplatte; der zuweilen in vermehrter Zahl auftretende Steinkanal hängt in der Regel frei in die Leibeshöhle und nimmt von hier aus durch das sog. Madreporenköpfchen (vielleicht Rudiment des Axialsinus) Flüssigkeit auf; nur bei einigen Tiefseeholothurien und *Synaptiden* mündet der Steinkanal in dem dorsalen Interradius noch nach außen.

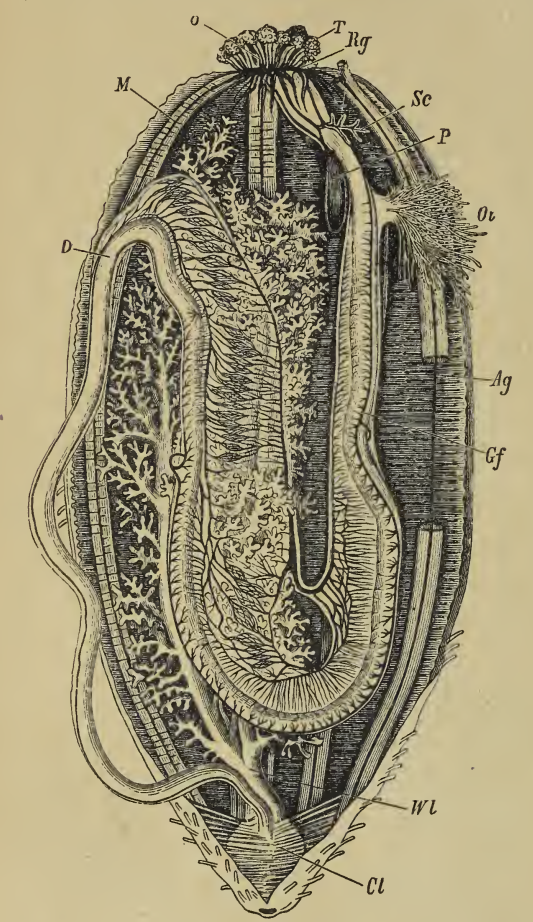


Fig. 796. *Holothuria tubulosa*, der Länge nach aufgeschnitten (nach Milne-Edwards). 1/2
O Mund im Zentrum der Tentakel *(T)*, *D* Darmkanal, *Sc* Steinkanal, *P* Polische Blase, *Rg* Ringgefäß des Ambulakralgefäßsystems, *Ag* Ambulakralgefäß, *M* Längsmuskel, *Gf* Blutgefäß des Darmes, *Ov* Ovarium, *Cl* Kloake, *Wl* Wasserlunge.

Die *Crinoidea* (vgl. Fig. 810 *d*) verhalten sich insoferne verschieden, als bei ihnen in radiärer Anordnung mindestens fünf, meist sehr zahlreiche Steinkanäle mit terminaler Öffnung in die Coelomhöhle (in deren aus dem Axocoel [Parietalkanal] hervorgegangenen Abschnitt) hängen und aus letzterer Flüssigkeit aufnehmen. In die Coelomhöhle wird das Wasser durch fünf oder zahlreiche interradiale bewimperte Porenkanäle der oralen Körperwand *(Kelchporen)* eingeführt. Polische Blasen fehlen.

Von den Radiärgefäßen, die blind geschlossen meist in einem terminalen Tentakel endigen, entspringen gleichfalls blind endigende Seitengefäße, welche in äußere Hautanhänge eintreten, die bei den *Echinozoa* längs der Ambulakren als schwellbare, meist mit einer Saugscheibe am Ende versehene Schläuche auftreten und als sog. *Ambulakralfüßchen* der Lokomotion dienen. An der Eintrittstelle der Gefäßästchen finden sich (*Crinoideen* und *Ophiuroideen* ausgenommen) kontraktile *Ampullen*, welche den flüssigen Inhalt in die Saugfüßchen eintreiben und dieselben schwellen machen. Dazu kommen semilunare Klappen am Eingang in die Füßchen-

kanäle. Indem sich zahlreiche Füßchen strecken und mittels der Saugscheibe anheften, andere sich zusammenziehen und ihren Fixationspunkt aufgeben, bewegt sich der Echinodermenleib langsam in der Richtung der Radien. Bei den *Ophiuroideen* dienen die tentakelförmigen Ambulakralanhänge infolge des Besitzes von Klebdrüsen zum Anheften und als Tastfüßchen. Indessen zeigen die Ambulakralanhänge verschiedenartige Ausbildung und dienen keineswegs immer der Lokomotion. Als große tentakelartige Schläuche treten sie im Tentakelkranz um den Mund der Holothurien auf (Fig. 786). Bei den *Clypeastroideen* und *Spatangoideen* dienen die zartwandigen verästelten Ambulakralanhänge der aboralen Ambulakralrosette als *Ambulakralkiemen* der Respiration. Die Ambulakralanhänge der *Crinoideen* sind kleine Tentakelchen, welche als Organe der Atmung und Nahrungsaufnahme fungieren.

Ein kleines geschlossenes Säckchen neben der Madreporenampulle, das sich bei *Echinoideen* (kontraktiler sog. Dorsalsack, vielleicht Homologon der sog. Herzblase der Enteropneusta) und *Ophiuroideen* findet, ist ein Rest des rechten vorderen rudimentären Coelomsäckchens (*Axohydrocoels*).



Fig. 797. Schema des Nervensystems eines Seesternes.
N Nervenring, welcher die fünf ambulakralen Zentren verbindet.

Das zentrale Nervensystem (Fig. 797) besteht aus einem den Mund oder Schlund umgebenden, aus Ganglienzellen und Nervenfasern bestehenden Nervenring und von diesem in die Radien ausstrahlenden Hauptstämmen, welche bei den *Crinoideen* und *Asteroideen* subepithelial in der Ambulakralrinne verlaufen (Fig. 794), bei den übrigen Echinodermen in die Cutis oder unter das Hautskelet gerückt sind und die Haut sowie ihre Anhänge innervieren. Dazu kommen tiefer liegende, an der oralen Seite des Körpers verlaufende Nervenstämme sowie ein apikales System von Nerven, das besonders stark bei *Crinoideen* ausgebildet ist und die Skeletteile des Kelches und der Arme durchläuft. Ein apikales Nervensystem wird bei den *Holothurien* vermißt. Das zentrale Nervensystem der *Echinoideen, Holothurioideen* und *Ophiuroideen* wird außen von einem Kanal (Epineuralkanal) begleitet, dessen Entstehung mit der Verlagerung dieses Nervensystems in die Tiefe zusammenhängt.

Sinneszellen sind in dem verdickten Ectodermbelag, unter welchem die Nervenstämme der *Asteroideen* verlaufen, in reicher Menge enthalten, ebenso bei den übrigen Echinodermen an vielen Körperstellen anzutreffen.

Als Tastorgane fungieren die Ambulakralfüßchen und Ambulakraltentakel, an denen zuweilen auch Sinnesknospen beobachtet sind, so insbesondere die Fühler, welche in der Einzahl das Ende der Ambulakren bei *Asteroideen, Ophiuroideen* und *Echinoideen* einnehmen, die Mundten-

takel der *Holothurien* und die pinselförmigen Tastfüßchen der *Spatangoideen.* Als statische Organe sind die bei manchen Holothurioideen (*Synaptiden, Elpidia,* Fig. 808) an den radiären Nervenstämmen oder am Nervenringe vorkommenden Bläschen mit Konkrementen im Innern aufzufassen; in gleicher Weise werden auch die Sphaeridien der Echinoideen gedeutet. Zusammengesetzte Augen kommen bei Asteroideen vor; sie liegen oralwärts an der Basis des Endfühlers an der Spitze der Arme als halbkugelige, lebhaft rot gefärbte Erhebungen und bauen sich aus zahlreichen becherförmigen Ommatidien auf (Fig. 798). Bei *Diadematiden* unter den Echinoideen sind in der Haut Bildungen bekannt, die früher als Augen, gegenwärtig als Leuchtorgane gedeutet werden.



Fig. 798. Armende mit dem von Stacheln umstellten Auge *(Oc)* von *Astropecten aurantiacus* (nach E. Haeckel).

Der Respiration dienen wohl alle äußeren Ambulakralanhänge. Im besonderen betrachtet man als spezielle Respirationsorgane die blattförmigen und gefiederten Ambulakralanhänge der irregulären Seeigel *(Ambulakralkiemen),* ferner die blinddarmförmigen, mit der Leibeshöhle kommunizierenden Kiemenschläuche *(Papulae)* einiger regulären Seeigel und der Asteroideen, welche bei diesen als einfache Röhrchen über die ganze Rückenfläche zerstreut sind, bei jenen als fünf Paare verästelter Schläuche in den Ausschnitten der Schale die Mundöffnung umgeben, endlich die sog. *Wasserlungen* der Holothurien. Die letzteren sind zwei sehr umfangreiche, baumähnlich verästelte Schläuche, welche häufig mit gemeinsamem Stamme in den Enddarm einmünden (Fig. 796). Das hier vom After aus aufgenommene Wasser wird zeitweilig mit großer Gewalt ausgespritzt. Auch die *Bursae* der Ophiuroideen kommen als Atmungsorgane in Betracht.

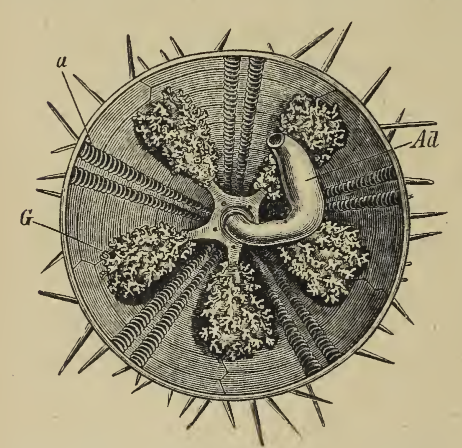


Fig. 799. Genitalorgane eines *Echinus* (nach Gegenbaur).
Ad Afterdarm, *G* Genitaldrüsen, *a* Ampullen.

Besondere Exkretionsorgane sind bei den Echinodermen nicht nachgewiesen. Exkretorisch fungiert ein Teil der Coelomzellen sowie Wanderzellen, die sich mit Exkreten beladen. Auch die sog. Sacculae vieler *Crinoideen,* kugelige Zellsäcke mesenchymatischen Ursprunges, dürften exkretorischer Natur sein.

Die Echinodermen besitzen im Bindegewebe des Körpers ein gewöhnlich als Blutgefäßsystem benanntes Lakunensystem, dem jedoch ein regelmäßiger Kreislauf der in ihm enthaltenen Flüssigkeit fehlt. Dieses Blut-

gefäßsystem besteht aus Lakunennetzen, und zwar einem den Schlund umkreisenden Blutgefäßring, von dem radiäre Blutgefäße abgehen, die zwischen radiärem Nerven und Ambulakralgefäß verlaufen (Fig. 794). Dazu kommt ein Blutgefäßnetz am Darm, bei *Echinoideen* und *Holothurien* mit zwei in das orale Ringgefäß einmündenden Längsgefäßen, sowie ein Gefäßnetz im Axialorgan (sog. Herz, Fig. 793), das einerseits in den oralen Gefäßring mündet, andererseits mit dem aboralen Gefäßnetz an den Genitaldrüsen zusammenhängt.

Die *Fortpflanzung* ist vorwiegend eine geschlechtliche, und zwar gilt die Trennung des Geschlechtes als Regel. Nur wenige Formen, wie *Synaptiden, Molpadiiden, Amphiura,* sind hermaphroditisch; auch *Asterina gibbosa* ist protandrischer Hermaphrodit. Die Fortpflanzungsorgane sind sehr einfach und in beiden Geschlechtern gleichartig gebaut.

Zahl und Lagerung der Geschlechtsorgane entsprechen meist streng dem radiären Bau. Bei den regulären Seeigeln liegen in den Interradien an der inneren Schalenfläche des Rückens die fünf gelappten, aus verästelten Blindschläuchen zusammengesetzten *Ovarien* oder *Hoden,* deren Ausführungsgänge durch fünf Öffnungen der Skeletplatten (Genitalplatten) im Umkreise des Scheitelpoles nach außen münden (Fig. 783, 799). Die wieder symmetrisch gewordenen Spatangoideen dagegen und einige Clypeastroideen verlieren zunächst das hintere Genitalorgan; bei Spatangoideen kann eine weitere Reduktion auf 3 oder 2 Genitalorgane eintreten. Die Genitalöffnungen mancher Clypeastroideen liegen außerhalb der Genitalplatten (Basalia).

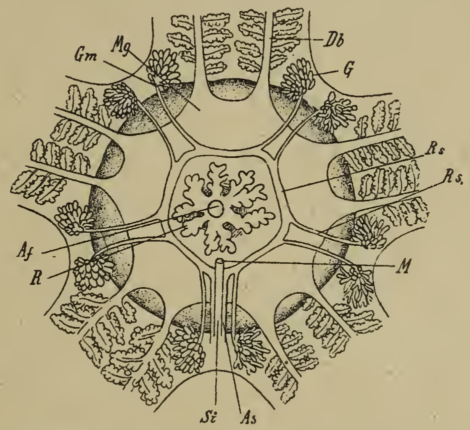


Fig. 800. Genitalorgane und zentraler Teil des Darmes eines Seesternes, schematisch (nach Lang).

G Genitaldrüsen, *Gm* ihre Ausmündungsstellen, *As* Axialsinus, *Rs* apikaler Ringsinus mit dem Genitalstrang, *Rs,* seine radiären Fortsetzungen zu den Genitaldrüsen, *St* Steinkanal, *M* Madreporenöffnung, *Mg* Magen, *Db* radiäre Blindsäcke desselben, *R* Rektaldivertikel, *Af* After.

Bei den *Asteroideen* liegen gewöhnlich fünf Paare von Genitalbüscheln gleichfalls interradiär (Fig. 800), zuweilen aber sind fünf Paar Reihen Genitalbüschel vorhanden, die sich dann in die Arme hinein erstrecken; die Genitalöffnungen liegen auf der Apikalfläche, bei *Asterina gibbosa* auf der Oralseite. Bei den *Ophiuroideen* münden die Genitaldrüsen in fünf Paare von Säcken *(Bursae),* welche sich an der Oralseite zwischen den Armen durch schlitzförmige Spalten nach außen öffnen (Fig. 815). Bei *Crinoideen* entwickeln sich die Genitalprodukte aus einem die Arme bis in die Pinnulae durchziehenden Genitalschlauch, zuweilen *(Isocrinus, Holopus)* im ganzen

Verlauf der Arme, meist nur in den Pinnulae (Fig. 812), an deren Seiten jene nach außen gelangen. Nur bei den *Holothurien* besteht der Genital-

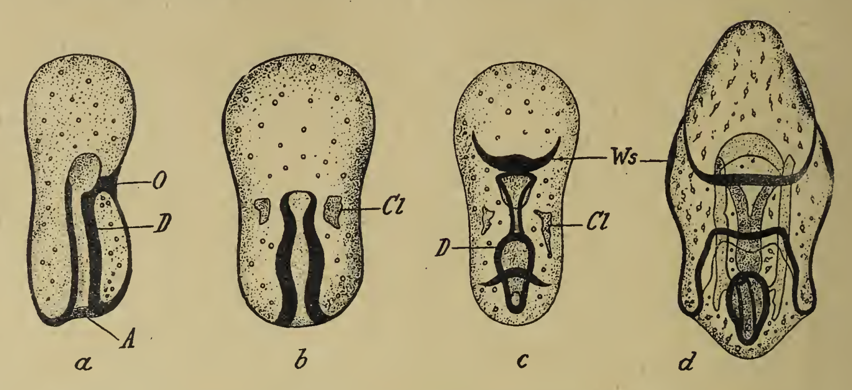


Fig. 801. Entwicklungsstadien von *Asterias fissispina (berylinus)* (nach A. Agassiz).
a Stadium mit Anlage des Mundes *(O)*, Seitenansicht. *D* Darm, *A* After (Urmund). — *b* Ventralansicht eines älteren Stadiums *Cl* linkes Coelomsäckchen. — *c* Späteres Stadium mit Anlage der Wimperschnur *(Ws)*, *D* Darm, *Cl* linker Coelomsack in einen dorsalen Porus durchgebrochen. — *d* Larvenstadium mit ausgebildeter Wimperschnur.

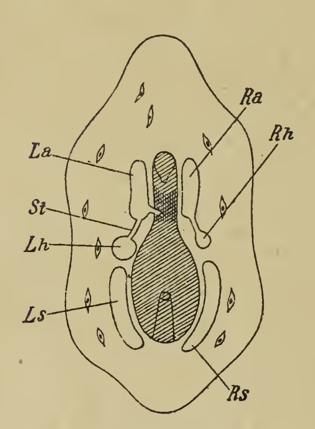


Fig. 802.
Schema der Entwicklung der Coelomsäckchen in einer Echinodermenlarve, Dorsalansicht (nach K. Heider).
La linkes, *Ra* rechtes Axocoel, *Lh* linkes, *Rh* rechtes Hydrocoel, *Ls* linkes, *Rs* rechtes Somatocoel, *St* Steinkanal.

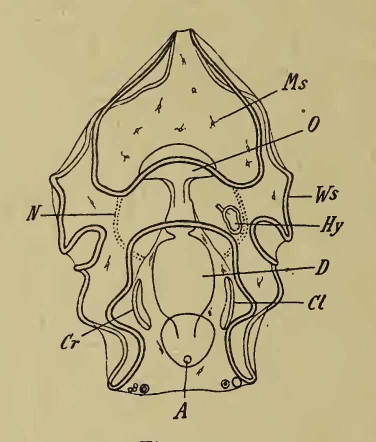


Fig. 803.
Auricularia von *Labidoplax (Synapta)*.
Ventralansicht (Original).
45/1
Ws Wimperschnur, *O* Mund, *D* Darm, *A* After, *Cr* rechtes, *Cl* linkes Somatocoel, *Hy* Hydrocoel, *Ms* Mesenchymzellen, *N* Anlage des definitiven Nervensystems.

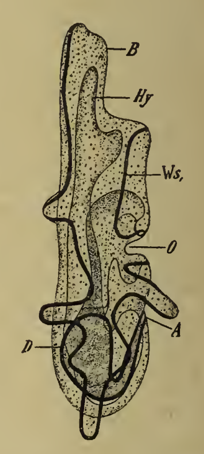


Fig. 804. Bipinnaria von *Asterias vulgaris (pallidus)*, Seitenansicht (nach A. Agassiz).
Ws, abgetrennter, den Mundschild umsäumender Teil der Wimperschnur, *O* Mund, *D* Darm, *A* After, *Hy* Coelomo-Hydrocoel, *B* Brachiolariafortsatz.

apparat aus einer einfachen verzweigten Drüse, deren Ausführungsgang nicht weit vom vorderen Körperpole in dem Interradius der Rückenseite (des Steinkanals) ausmündet (Fig. 796).

Bei den *Asteroideen, Ophiuroideen* und manchen *Crinoideen* besteht zwischen den Genitaldrüsen und dem *Axialorgan* ein Zusammenhang; bei den *Echinoideen* und meisten *Crinoideen* ist derselbe beim ausgebildeten Tier nicht mehr vorhanden. Dieser Zusammenhang ist auf die wahrscheinlich gemeinsame Anlage von Genitalorgan und Axialorgan zurückzuführen, die als Wucherung bei den *Echinozoa* vom linken, bei *Antedon* vom rechten Somatocoelsäckchen entsteht. Später wächst der Genitalstrang (die *Holothurioideen* ausgenommen) radiär aus. Dabei werden die Genitaldrüsen mit ihren Verbindungen von kanalartigen Fortsetzungen des (bei den *Echinozoa* linken) Somatocoels (apikaler Sinus oder Genitalsinus) begleitet, in denen sie eingeschlossen liegen (Fig. 800). Die *Holothurioideen* entbehren eines Axialorgans und wahrscheinlich des Axialsinus; hier ist das erstere durch die Genitaldrüse selbst repräsentiert.

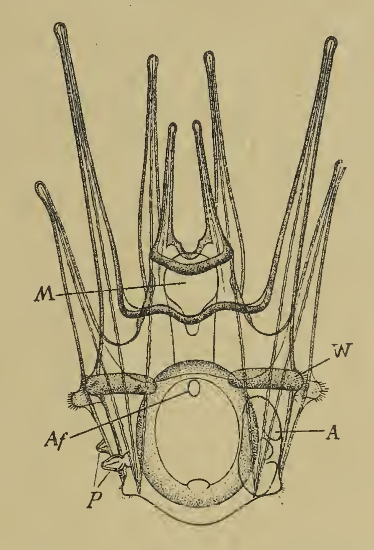


Fig. 805. Pluteus eines *Echiniden*, Ventralansicht (Original). $^{60}/_1$
A Anlage des oralen Teiles des Seeigels, *Af* After, *M* Mund, *P* Pedicellarien, *W* Wimperepauletten.

Außer der geschlechtlichen Vermehrung besitzen manche Echinodermen auch eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung (Schizogonie), wie *Ophiactis virens, Asterias tenuispina, Linckia multiforis.* Es hängt dies mit einer großen Regenerationsfähigkeit zusammen, welche diese, aber auch andere Formen *(Crinoideen, Holothurien,* Seesterne) besitzen, die imstande sind, nicht bloß einzelne verlorengegangene Stücke, wie Arme, neuzubilden, sondern, wie manche Seesterne, auch die ganze Scheibe von einem losgetrennten Arme aus zu regenerieren (Kometenform).

Die Befruchtung erfolgt im Wasser, in dem sich die ausgestoßenen Genitalprodukte begegnen, selten im mütterlichen Körper. Letzteres gilt für die lebendig gebärenden Formen. Solche sind *Synaptula hydriformis (Synapta vivipara), Phyllophorus urna,* deren Eier sich hier in der Leibeshöhle entwickeln, einige Ophiuroideen *(Amphiura squamata, Ophiacantha vivipara* u. a.), bei denen die Bursae als Bruträume fungieren, die *Pterasteriden,* deren Junge unter der für diese Formen eigentümlichen Supradorsalmembran ihre Entwicklung durchlaufen, *Anochanus sinensis* mit einem apikalen Brutsack. In anderen Fällen werden die Eier und Jungen an ganz bestimmten Stellen der Körperoberfläche des Muttertieres getragen, wie bei den meisten brutpflegenden Seesternen in der Umgebung des Mundes (z. B. *Cribrella sanguinolenta, Asterias muelleri*), bei anderen Echinodermen an dem Apikalfelde *(Hemiaster carernosus, Psolus ephippifer),* bei *Antedon* an den Pinnulae. Im Falle von Brutpflege besteht ein gewisser Dimorphis

mus beider Geschlechter, insoferne sich beim weiblichen Tiere sekundäre, auf die Brutpflege bezügliche Charaktere entwickelt haben (stärker gewölbte Schale, weitere Genitalöffnungen).

Fig. 806. Pluteus eines Spatangiden mit Scheitelstab *(St)* (nach J. Müller).

Die Entwicklung der Echinodermen beruht meist auf einer durch bilaterale Larven charakterisierten Metamorphose. Manche entwickeln sich ohne diese Larvenform mehr oder weniger direkt. Auch hier ist das erste Jugendstadium ein bewimperter Embryo, doch die Zeit des Umherschwärmens abgekürzt oder beseitigt, wie vor allem bei den brutpflegenden Echinodermen.

Die Furchung des Echinodermeneies ist eine äquale, zuweilen inäquale und führt zu einer begeißelten Coeloblastula (Fig. 29), an welcher das Entoderm stets durch Invagination entsteht. Meist während oder nach Anlage des Entoderms wandern vom Scheitel des Urdarmes Zellen in die das Blastocoel erfüllende Gallerte und bilden ein Mesenchym, aus dem das Bindegewebe und Skelet hervorgehen. Bei den *Echinoideen* und *Ophiuroideen* geht die Anlage des Mesenchyms der Gastrulation voraus; sie erfolgt auch hier von der Einstülpungsstelle des Entoderms.

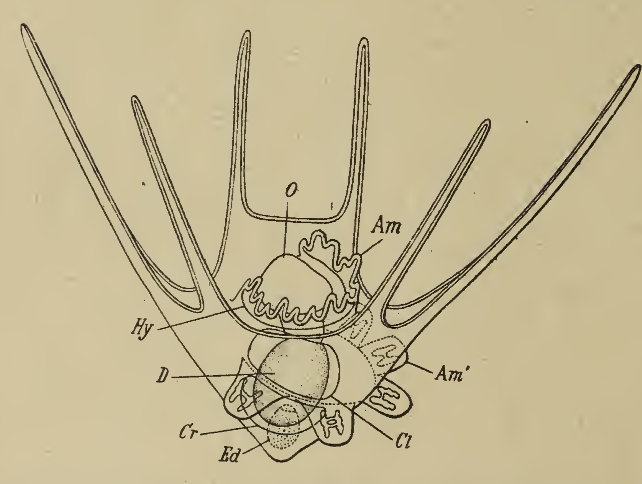


Fig. 807. Pluteus einer *Ophiuroide* mit Anlage des Sternes. Ventralansicht, schematisch (Original).

O Mund, *D* Darm, *Ed* Enddarm (rückgebildet), *Cr* rechtes (apikales), *Cl* linkes (orales) Somatocoel, *Hy* Hydrocoel, *Am* die oralen, *Am'* die apikalen Anlagen des Sternes.

Der Gastrulamund wird zum After, der Mund entsteht sekundär an der nun etwas konkav werdenden Bauchseite (Fig. 801), gegen welche das innere Ende des Urdarmes sich hinüberneigt. Der Embryo gestaltet sich

zu einer vollständig bilateral-symmetrischen Larve mit gewölbtem Rücken und sattelförmig eingedrückter Bauchfläche. Die Geißeln erhalten sich nur an einer das vertiefte Mundfeld umsäumenden Wimperschnur. Der After erscheint zu dieser Zeit ventralwärts gerückt. Bereits vor Durchbruch des Mundes bilden sich vom Vorderende des Entoderms durch Abfaltung zwei (zuweilen nur ein erst später in zwei sich teilendes) Coelomsäckchen. Diese wachsen nach hinten und teilen sich in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Die hinteren Abschnitte kommen zu Seiten des Magens zu liegen und werden zum Somatocoel. Der linke vordere Coelomsackabschnitt bricht dorsal in einem Porus nach außen durch (primärer Porus der Madreporenplatte, homolog dem Eichelporus der Tornaria). Nun schnürt sich der hintere Teil dieses Coelomsackabschnittes ab und bildet das Hydrocoel, die Anlage des Ambulakralgefäßsystems. Er bleibt mit dem vorderen Teil des Säckchens, dem Axocoel (K. Heider), durch einen Kanal in Verbindung, der zum Steinkanal des Ambulakralgefäßsystems wird. Das rechtsseitige vordere Coelomsäckchen erfährt ähnliche Umwandlungen, bildet sich aber bis auf geringe Reste oder vollständig zurück.

Übrigens finden sich mannigfache Variationen in der Entwicklung der Coelomteile, insbesondere bei *Holothurien* und *Antedon*, welche auch die Anlage eines rechten Hydrocoels und Axocoels vermissen lassen.

Mit dem fortschreitenden Wachstum weichen die als *Dipleurula* bezeichneten Larven der Seeigel, Seesterne, Schlangensterne und Holothurien mehr und mehr von einander ab. Der wulstige Rand mit der rücklaufenden Wimperschnur erhält Einbiegungen und Fortsätze verschiedener Form in durchaus bilateral-symmetrischer Verteilung, deren Zahl, Lage und Größe die besondere Gestaltung des Leibes bestimmt. Man unterscheidet als *Auricularia* die bei den Holothurien auftretende Dipleurulalarve (Fig. 803); sie ist durch langgestreckten Körper, eine an ohrförmigen Fortsätzen vergrößerte Wimperschnur und das seitlich nach vorne und hinten ausgebuchtete, sattelförmig vertiefte Mundfeld ausgezeichnet, wodurch sich vor dem Munde ein schildförmiger Vorsprung (Mundschild), ein zweiter hinterer mit dem After abhebt. Die Larven der Asteroideen, die *Bipinnaria* (Fig. 804) und *Brachiolaria,* unterscheiden sich dadurch von der Auricularia, daß sich der den Mundschild umgebende Teil der Wimperschnur am Vorderende der Larve als selbständiger Wimpersaum abschnürt; bei der *Brachiolaria* treten zwischen den Endbogen der präoralen und dorsalen Wimperschnur drei vordere Arme auf, welche warzenförmige Höcker am Ende besitzen und als Haftapparate dienen. Die Larve der Ophiuroideen und Seeigel, der sog. *Pluteus,* zeichnet sich durch sehr kleinen Mundschild und umfangreiche stabförmige Fortsätze aus, die durch ein System von Kalkstäben gestützt werden. Die Pluteuslarven der Ophiuroideen besitzen lange Fortsätze (Fig. 807). Für die Larven der *Spatangiden* erscheint ein unpaarer Scheitelstab (Fig. 806), für die von *Echiniden* das Vorkommen von Wimperepauletten (Fig. 805) charakteristisch.

Die Anlage des radiären Körpers des definitiven Tieres erfolgt asymmetrisch an der linken Seite der Larve (Fig. 807), und zwar treten die fünfteilig angelegte orale und apikale Partie des Körpers getrennt hervor. Bei manchen Bipinnarien nimmt die Anlage des Seesternes einen nur kleinen Teil der Larve ein, so daß der junge Seestern wie eine Knospe dem Larvenkörper ansitzt (Bipinnaria asterigera). Diese zuerst bogenförmige, nach rechts herübergreifende Anlage des definitiven Körpers erfährt eine Rechtsdrehung und schließt sich in der Folge kreisförmig um den Larvenkörper. Dabei erfährt der Darm eine Drehung nach rechts und es umwächst das Hydrocoelsäckchen zuerst in Hufeisenform, dann kreisförmig den Oesophagus; auch die Somatocoelsäcke erfahren eine entsprechende Umgestaltung und Verschiebung derart, daß das linke Somatocoel oral, das rechte aboral zu liegen kommt, womit das mediane dorsoventrale Mesenterium eine horizontale Lagerung erhält. Im Umkreise des oralen Somatocoels werden von den primären Skeletplatten die Oralia und Terminalia angelegt, während Centrale, Basalia und Radialia im Umkreise des aboralen (apikalen) Somatocoels sich entwickeln. Die Hauptachse des fünfstrahligen Körpers zeigt zur Hauptachse der Larve eine schräg nach links und ventral gerichtete Lage (Ludwig). Die armförmigen Larventeile erfahren eine Resorption. In vielen Fällen wird der Larvenmund durch eine Neubildung ersetzt. Die Umwandlung der Auricularia in die Holothurie erfolgt ohne solche äußerlich hervortretende tiefgreifende Änderungen. Bei *Labidoplax (Synapta)* geht aus der Auricularia unter beträchtlicher Verkleinerung des Körpers ein tonnenförmiges, von 5 aus der zerteilten Wimperschnur hervorgegangenen Wimperreifen umgürtetes sog. Puppenstadium hervor, in welchem die ersten fünf Tentakel um den Mund angelegt werden (Fig. 808, 809). Unter allmählicher Rückbildung der Wimperreifen geht dieses Stadium in die definitive Form über.

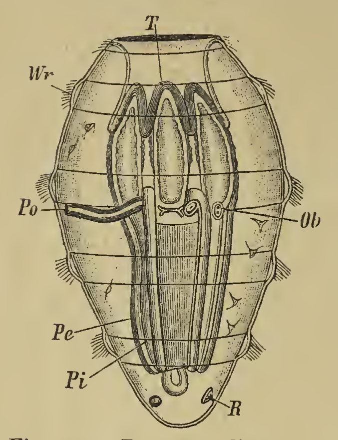


Fig. 808. Puppenstadium von *Labidoplax (Synapta)* im Profil (nach Metschnikoff).

T *T*entakel, *Wr* Wimperreifen, *Pe*, *Pi* äußeres und inneres Blatt der Somatocoelsäckchen, *Ob* Statocysten, *Po* Porus des Hydrocoels, *R* Kalkrädchen.

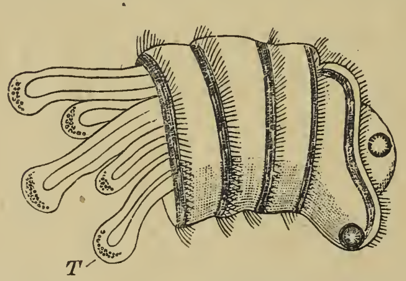


Fig. 809. Junge Synaptide mit vorgestreckten Tentakeln *(T)* (nach J. Müller).

Bei *Antedon* ist die ausschlüpfende Larve (Fig. 810) tonnenförmig, ventral etwas abgeflacht und wird von fünf Wimperreifen umgürtet, von denen der vorderste ventral durch die sich hier ausbildende Festheftungs-

grube unterbrochen ist. Am Scheitel der Larve findet sich ein Wimperschopf an dem daselbst verdickten, in der Tiefe Nervenfibrillen aufweisenden Ectodern (embryonale Scheitelplatte). Zwischen 2. und 3. Wimperreifen liegt die Vestibulargrube, von welcher auch die Anlage der Mundbucht ausgeht. Vom Entodermsäckchen aus sind in dieser Zeit der blindgeschlossene Darm abgeschnürt, ferner die beiden (rechtes und linkes) Somatocoel-

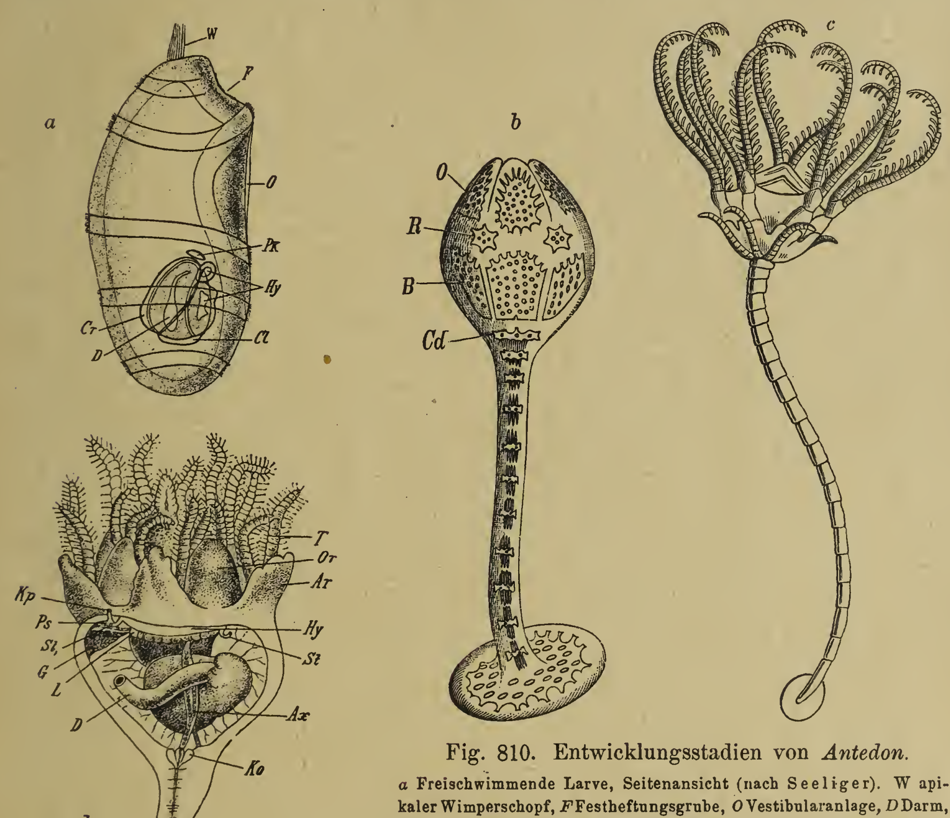


Fig. 810. Entwicklungsstadien von *Antedon*.
a Freischwimmende Larve, Seitenansicht (nach Seeliger). W apikaler Wimperschopf, *F* Festheftungsgrube, *O* Vestibularanlage, *D* Darm, *Hy* Hydrocoel, *Cr* rechtes, *Cl* linkes Somatocoel, *Pk* Parietalkanal. — *b* Festsitzendes Stadium. *O* Oralia, *R* Radialia, *B* Basalia, *Cd* Centrodorsalplatte. — *c* Älteres, als *Pentacrinus europaeus* beschriebenes Stadium (*b*, *c* nach Thomson). — *d* Junges, festsitzendes Stadium mit Anatomie (nach Russo). *T* Ambulakraltentakel, *Or* Oralplatten, *Ar* Armanlagen, *D* Darm, *Ax* Axialorgan, *G* primäre Genitalanlage, *Hy* Ringkanal des Hydrocoels, *St* Steinkanal, *St,* primärer Steinkanal, *Ps* Parietalsinus, *Kp* Kelchporus, *L* perioesophageale Lakune, *Ko* gekammertes Organ.

säcke sowie das Hydrocoel mit der Anlage des sog. Parietalkanales (Axocoel), der sich links in einem Porus (1. Kelchporus) öffnet und nach vorne bis zur Festheftungsgrube erstreckt, später aber mit dem Somatocoel verschmilzt. Auch das Kalkskelet erscheint bereits in dem reichlichen Mesenchym der primären Leibeshöhle angelegt. Nach einiger Zeit des Umherschwärmens setzt sich die Larve mittels der Festheftungsgrube am apikalen Ende fest und bildet Wimperkränze und Wimperschopf zurück; sie gestaltet sich polypenförmig, indem sich ein aus dem Vorderabschnitt des Larven-

körpers hervorgehender Stiel von einem Köpfchen (Kelchanlage) absetzt. Die Vestibulargrube schnürt sich von der Haut ab und gelangt nach hinten über die Kelchanlage, die zugleich eine Drehung nach hinten erfährt. Das rechte Somatocoel erfährt bei der allgemeinen Verschiebung der Organanlagen von links nach rechts eine Verlagerung an die aborale, das linke an die orale Seite des Darmes. Vom rechten (aboralen) Somatocoel entwickeln sich fünf Ausstülpungen, die Anlagen des sog. gekammerten Organes, welche die Kalkplatten des Stieles durchsetzen. Es bilden sich Mund und After sowie vom Hydrocoel der erste Steinkanal, ferner die ersten Tentakel aus. Vom visceralen Blatte des aboralen Somatocoels entsteht das Axialorgan oder Dorsalorgan (Anlage des Geschlechtsstranges). Schließlich bricht das Vestibulum nach außen durch. Durch die folgende Ausbildung der Arme wird die sog. Pentacrinusform (Fig. 810 *c*) erreicht, worauf die Ablösung des Kelches vom Stiel erfolgt.

Die Echinodermen sind Meeresbewohner und ernähren sich meist bei einer langsam kriechenden Lokomotion von Seetieren, besonders Mollusken, aber auch von Fucoiden und Tangen. Die Crinoideen nehmen durch die Wimperfurchen ihrer Ambulakralrinnen kleine Organismen als Nahrung auf. Manche wie *Brisinga, Amphiura squamata, Ophiacantha spinulosa, Ophiopsila annulosa* besitzen Leuchtvermögen; auch die sog. Augen der *Diadematiden* werden als Leuchtorgane angesehen. Einige Echinodermen werden in der Nähe der Küsten auf dem Boden des Meeres gefunden, andere Typen hohen Alters kommen in bedeutenden Tiefen vor. Fossile Echinodermen finden sich bereits im Cambrium.

I. Klasse. **Pelmatozoa.**

Zeitlebens oder in der Jugend aboral festsitzende Echinodermen von kugel- oder kelchförmigem, mehr minder getäfeltem Körper, mit ambulakralen Pinnulae.

Diese Gruppe umfaßt als wichtigste Ordnungen die *Cystoidea, Blastoidea* und *Crinoidea,* von denen nur letztere eine Anzahl rezenter Formen aufweist.

Wenn aus dem Bau der lebenden Formen auf den der ausgestorbenen geschlossen werden kann, so ist für alle Pelmatozoen im Zusammenhang mit ihrer festsitzenden Lebensweise die Aufnahme der Nahrung durch bewimperte Ambulakralfurchen eigentümlich, in denen die äußeren Ambulakralanhänge als Tentakel auftreten. Die Ambulakralfurchen setzen sich auf Pinnulae fort, die sich bei vielen Formen zu Armen entwickeln.

1. Ordnung. **Crinoidea, Haarsterne, Seelilien.**[1])

Meist langgestielte, seltener ungestielte oder freilebende Pelmatozoen mit gegliederten, Pinnulae tragenden Armen, mit kelchförmigem, aboral

---

[1]) Außer J. S. Miller, Wachsmuth und Springer, Jaekel, H. Ludwig, Döderlein, Russo, Bather u. a. vgl. J. Müller, Über den Bau

getäfeltem Körper, mit bewimperten, von Ambulakraltentakeln besetzten Ambulakralfurchen, die sich bis auf die Pinnulae fortsetzen.

Der kelchförmige Körper der Crinoideen ist in der Regel mittels eines am aboralen Ende entspringenden, langen, gegliederten Stieles befestigt (Fig. 811), der bei den *Antedoniden* nur der Jugendform zukommt, während das ausgewachsene Tier sich frei bewegt. Die den Stiel zusammensetzenden Stielglieder sind rund oder pentagonal, durch Bandmasse verbunden und werden von einer Fortsetzung des Axialorgans, von einem dasselbe begleitenden Sinus sowie von Fortsetzungen des an der Kelchbasis gelegenen sog. gekammerten Organes durchsetzt. In gewissen Abständen trägt der Stiel bei manchen Formen wirtelförmig gestellte, ebenfalls gegliederte Ranken.

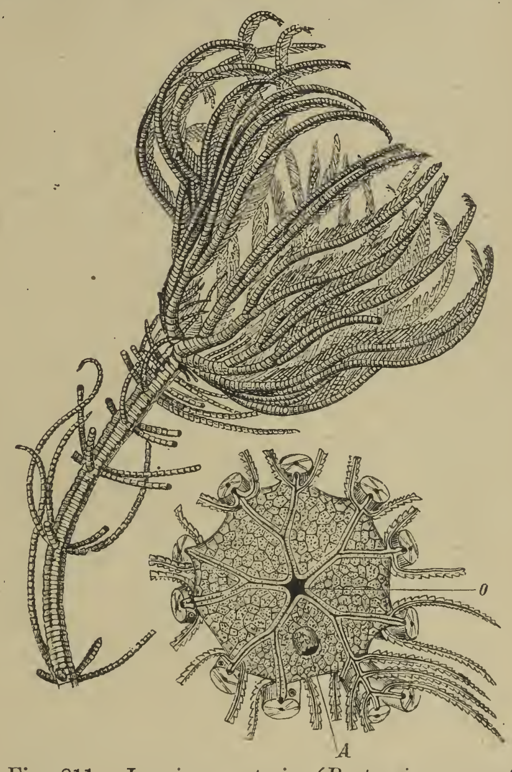


Fig. 811. *Isocrinus asteria (Pentacrinus caput medusae)* (nach J. Müller). 1/2
O Mund, *A* After an dem von der Oralfläche dargestellten Kelche.

Der kelchförmige Körper trägt am Rande dem fünfstrahligen Bau entsprechend fünf bewegliche einfache oder in zwei oder mehr Äste gegabelte und gegliederte Arme, deren Lage den Radien des Körpers entspricht (Fig. 812). Überall tragen die Arme gegliederte Seitenanhänge, *Pinnulae*, welche alternierend den einzelnen Armgliedern zugehören und im Grunde nur die äußersten Armzweige repräsentieren. Die Decke des Kelches wird auf der Oralseite von einer weichen oder von Kalktäfelchen durchsetzten Haut gebildet, während sie auf der Aboralseite aus regelmäßig gruppierten Kalktafeln besteht. Hier unterscheidet

von Pentacrinus caput Medusae. Abhandl. Akad. Berlin, 1841. Über die Gattung Comatula und ihre Arten. Ebenda. 1847. M. Sars, Mémoires pour servir à la connaissance des Crinoides vivants. Christiania 1868. P. H. Carpenter, Report on the Crinoidea. Challenger Rep. XI. u. XXVI. 1884, 1888. C. Hartlaub, Beitrag zur Kenntnis der Comatulidenfauna des Indischen Archipels. Nova Acta. LVIII. 1891. A. Agassiz, Calamocrinus diomedae. Mem. Mus. Havard Coll. XVII. 1892. A. Reichensperger, Zur Anatomie des Pentacrinus decorus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXX. 1906. A. H. Clark, A Monograph of the existing Crinoids. I. Bull. U. S. Nation. Mus. Washington, 1915.

man, von der Jugendform der *Antedon* ausgehend (Fig. 810 *b*), fünf interradial gelagerte Basalia, zwischen denen stielwärts fünf radiale Infrabasalia zur Anlage kommen, die zu der sog. Centrodorsalplatte sich vereinigen. Oralwärts fügen sich fünf Radialia an; an diese schließen sich die Skeletstücke der Arme (Brachialia), deren Dorsalwand sie bilden. Fünf um den Mund bei der jungen *Antedon* angelegte interradiale *Oralia* finden sich unter den rezenten Crinoideen zuweilen erhalten *(Hyocrinus, Rhizocrinus, Holopus).*

Der Mund liegt in der Regel im Zentrum der oralen Decke (exzentrisch bei *Comatula, Comanthus)* und führt in einen Darm, der im Sinne des Uhrzeigers in einer Spiraltour verläuft (Fig. 810 *d*). Der After liegt exzentrisch in einem Interradius gleichfalls an der oralen Kelchdecke (Fig. 811), zuweilen auf einer schornsteinförmigen Erhebung. Die Nahrungsaufnahme erfolgt durch bewimperte Furchen (Ambulakralfurchen), welche vom Munde über den Kelch nach den Armen, deren Verzweigungen und den Pinnulae verlaufen und an beiden Seiten von Saumläppchen und den kleinen tentakelartigen Ambulakralanhängen besetzt sind (Fig. 812).



Fig. 812. *Antedon mediterranea,* Oralansicht. $^1/_1$
O Mund, *A* After. Die Pinnulae mit reifen Genitalprodukten gefüllt.

Am Ambulakralsystem hängen vom Ringgefäße mindestens fünf, meist zahlreiche unverkalkte kleine bewimperte Röhren (Steinkanäle) in die Coelomhöhle und nehmen durch eine endständige Öffnung aus letzterer Flüssigkeit in das Ambulakralsystem auf (Fig. 810 *d*). In die Coelomhöhle wird Wasser durch gleichfalls bewimperte fünf oder zahlreiche interradiale Porenkanäle der Kelchdecke *(Kelchporen)* eingeführt. Polische Blasen und Ampullen fehlen.

Die Genitalorgane bestehen aus einem Genitalschlauche, der sich durch die Arme und Pinnulae erstreckt und bei *Isocrinus* und *Holopus* im ganzen Verlauf der Arme, sonst jedoch bloß in den Pinnulae reife Genitalzellen entwickelt, die an den Seiten der Pinnulae nach außen gelangen. Die

Genitalstränge hängen (wenigstens in der Jugendform) mit dem Axialorgan (Fig 810 *d*) zusammen, das in der Kelchachse gelegen ist und sich auch in den Stiel hinein fortsetzt.

Die Entwicklung von *Antedon* erfolgt durch ein festsitzendes Stadium (Pentacrinusform) (Fig. 810).

Die Crinoideen finden sich in reicher Entwicklung fossil seit palaeozoischer Zeit und weisen nur wenig Vertreter in der rezenten Fauna auf, die meist in ansehnlichen Meerestiefen leben.

In der Unterscheidung der beiden Untergruppen wurde Bather gefolgt.

1. Unterordnung. *Monocyclica.* Kelchbasis ohne Infrabasalia, die 5 aboralen Fortsätze des gekammerten Organes interradial.

Fam. *Hyocrinidae.* Kelch hoch. Arme unverästelt, mit sehr langen Pinnulae. Kelchdecke getäfelt, mit großen Oralplatten. Stiel dünn, mit runden Gliedern. *Hyocrinus bethellianus* Wyv. Th. Crozet-Inseln.

2. Unterordnung. *Dicyclica.* Kelchbasis mit Infrabasalia, die atrophieren können, oft verborgen oder mit dem obersten Stielglied vereinigt sind. Die 5 Fortsätze des gekammerten Organes radial.

Fam. *Pentacrinidae.* Kelch klein, Kelchdecke häutig, mit sehr dünnen Kalktäfelchen. Arme stark und vielfach verästelt. Stiel lang, meist fünfkantig, mit wirtelförmig gestellten Ranken. *Isocrinus decorus* Wyv. Th. Karaib. Meer. *I. asteria* L. (*Pentacrinus caput medusae* Lm.) Westindien. (Fig. 811.) *Metacrinus rotundus* H. Crpt. Japan.

Fam. *Bourgueticrinidae.* Kelch klein, birnförmig. Fünf Oralplatten vorhanden. Mit 5 oder 10 dünnen Armen, Pinnulae sehr lang. *Rhizocrinus lofotensis* Sars. Atl. Oz. *Bourgueticrinus* Orb. fossil.

Fam. *Holopodidae.* Basalstücke und Radialia zu einem säulenförmigen Kelch verschmolzen, der unmittelbar festgewachsen ist. Mit 5 Oralplatten, mit 10 dicken Armen. *Holopus rangi* Orb. Westindien.

Fam. *Antedonidae.* Nur in der Jugend gestielt, im ausgebildeten Zustand freibeweglich, indessen mittels Ranken im Umkreis des die Basalia bedeckenden Centrodorsale zeitweilig fixiert. *Antedon bifida* Penn. Nordatl. *A. (Comatula) mediterranea* Lm. Mittelmeer. (Fig. 812.) *Comatula (Actinometra) solaris* Lm. Ind. Oz. *Comanthus (Actinometra) parvicirra* J. Müll. Indopazif. Oz. Mund bei beiden letzteren exzentrisch.

2. Ordnung. **Cystoidea, Beutelstrahler.**

Palaeozoische kurzgestielte, selten ungestielte Pelmatozoen mit mehr oder minder kugelförmigem, unregelmäßig getäfeltem Kelch und schwach entwickelten Armen, welche Pinnulae tragen, zuweilen ohne Arme.

Sind die ältesten Pelmatozoen, die schon im Cambrium auftreten.

3. Ordnung. **Blastoidea, Knospenstrahler.**

Palaeozoische kurzgestielte oder ungestielte knospenförmige Pelmatozoen mit fünfstrahligem Kelch, ohne Arme, nur mit von Pinnulae besetzten Ambulakralfeldern.

II. Klasse. **Echinozoa (Eleutherozoa).**

Freibewegliche Echinodermen, denen die vorwiegend als Füßchen ausgebildeten Ambulakralanhänge als Bewegungsorgane dienen.

In diese Klasse gehören die *Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea* und *Holothuroidea.*

1. Ordnung. **Asteroidea, Seesterne.**[1])

Echinodermen von flachem pentagonalen oder sternförmigen Körper, dessen breite Arme allmählich in die Scheibe übergehen, eine Doppelreihe wirbelartig verbundener Skeletstücke besitzen und die Blindsäcke des Darmes sowie auch Teile der Genitaldrüsen aufnehmen. Füßchen in einer an der oralen Seite verlaufenden offenen Ambulakralfurche.



Fig. 813. *Echinaster sentus,* Oralansicht (nach A. Agassiz). ca. $^2/_3$
O Mund, *Af* Ambulakralfüßchen.

Die Asteroideen charakterisieren sich durch Verkürzung des Körpers in der Hauptachse sowie Ausbreitung der Ambulakren auf die orale Seite, wobei die Radien (Ambulakren) mehr oder minder armförmig hervortreten (Fig. 813). Die apikale (antiambulakrale) Körperwand ist mit Kalktafeln verschiedener Art erfüllt (sekundäre Radialplatten, Dorsolateralplatten etc.); zwischen ihnen sind in dem

---

[1]) Außer Sars, Verrill u. a. vgl. J. Müller u. Troschel, System der Asteriden. Braunschweig 1841. W. P. Sladen, Report on the Asteroidea. Challenger Rep. XXX. 1889. E. Perrier, Révision de la Collection de Stellérides du Muséum d'hist. nat. Paris. Arch. Zool. expér. 1875—1876. Les Echinodermes des expéditions scientif. du Travailleur et du Talisman. 1. Stellérides. Paris 1894. H. Ludwig, Die Seesterne des Mittelmeeres. Fauna u. Flora Neapel 1897. Asteroidea. Reports on an Exploration etc. by the U. S. Fish Comm. Steam. „Albatross". Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XXXII. 1905. Notomyota, eine neue Ordnung der Seesterne. Sitzgsb. Akad. Berlin 1910.

Scheibenteil das Zentrale, die primären Radialia und die Basalia (primäre Interradialia) nachweisbar (Fig. 788). Die Umrandung der apikalen Seite bilden die oberen Randplatten. An der oralen Seite wird das Skelet aus inneren wirbelartigen, beweglich verbundenen Kalkstücken (Ambulakralplatten) gebildet, die in einer Doppelreihe angeordnet sind und mit einem Terminale an der Spitze der Arme abschließen (Fig. 790). Auf ihrer Außenseite findet sich eine tiefe Ambulakralrinne, in welcher der Nervenstamm, unter ihm die Radiärlakune sowie das Ambulakralgefäß verlaufen (Fig. 794); die äußere Berandung der Ambulakralrinne wird von den Adambulakralplatten gebildet. Es folgen lateral von letzteren meist größere, dem interambulakralen Skelet zugezählte Platten, die unteren Randplatten, zu denen gegen die Adambulakralplatten hin noch sog. Ventrolateralplatten hinzukommen. Die Mundöffnung liegt in einem pentagonalen oder sternförmigen Ausschnitt. Die interradialen Ecken werden durch je zwei zusammentretende Adambulakralplatten gebildet. Die Afteröffnung kann fehlen *(Astropectinidae)*, im anderen Falle liegt sie interradial nahe dem Scheitelpole. Der Darm ist sackförmig und besitzt in die Arme reichende Aussackungen (Fig. 800). Pedicellarien und Hautkiemen kommen vor. Die Madreporenplatte findet sich in einfacher, bei manchen Formen in mehrfacher Zahl interradial auf der Apikalseite. Die Genitalorgane liegen in Büscheln an der Apikalwand zu Seiten des Interradius (Fig. 800), reichen aber auch zuweilen in die Arme hinein. Die in der Entwicklung auftretenden freien Larvenstadien sind Bipinnarien und Brachiolarien.

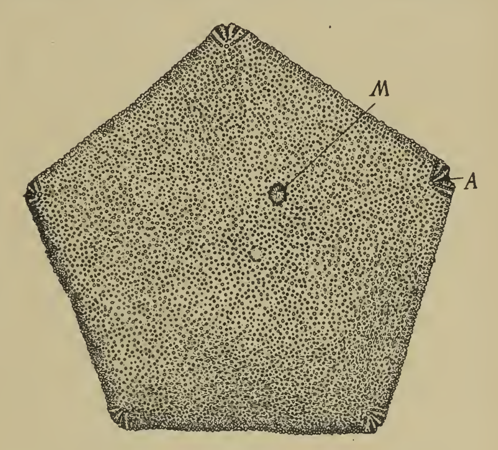


Fig. 814. *Culcita coriacea,* Apikalansicht (Original). 1/2
A Ende der Ambulakralfurche, *M* Madreporenplatte.

Die Seesterne ernähren sich größtenteils von Weichtieren und kriechen mit Hilfe ihrer Füßchen langsam am Boden umher.

Fossile Seesterne finden sich bereits im unteren Silur.

In der systematischen Übersicht ist Hamann im Anschlusse an Sladen und Perrier gefolgt.

1. Unterordnung. *Phanerozonia.* Marginalplatten (Randplatten) groß und stark. Kiemenschläuche (Papulae) auf die Apikalfläche beschränkt, Ambulakralplatten breit.

Fam. *Archasteridae.* Arme lang, zugespitzt. After meist vorhanden. Apikalskelet zuweilen mit Paxillen. *Archaster typicus* M. T. Ind. Oz.

Fam. *Astropectinidae.* Arme verlängert. Ohne After. Apikalskelet mit Paxillen (Fig. 794). Ambulakralfüßchen konisch. Gewöhnlich ohne Pedicellarien. *Astropecten aurantiacus* L. *A. bispinosus* Otto. *A. spinulosus* Phil. *A. pentacanthus* Chiaje. Mittelmeer. *Luidia ciliaris* Phil. Atl., Oz., Mittelmeer.

Fam. *Pentagonasteridae.* Körper abgeplattet. Arme oft verkürzt, so daß der Körper ein Pentagon wird. *Pentagonaster placenta* M. T. Mittelmeer. *P. pulchellus* Gray. Südostaustralien, Neuseeland.

Fam. *Pentacerotidae.* Körper plump, Apikalskelet netzförmig gekörnelt oder von einer lederartigen Haut überzogen. *Pentaceros reticulatus* L. Westindien. *Culcita coriacea* M. T. Körper eine pentagonale dicke Scheibe. Rotes Meer (Fig. 814).

Fam. *Asterinidae.* Randplatten klein. Arme durch große interbrachiale Ausbreitungen der Scheibe miteinander verbunden. Apikalskelet aus dachziegelartigen Platten bestehend. *Asterina gibbosa* Penn. (*Asteriscus verruculatus* M. T.). Hermaphroditisch. *Palmipes placenta* Penn. (*membranaceus* Retz.). Körper sehr dünn, fünflappig umrandet. Atl. Oz., Mittelmeer.

2. Unterordnung. *Cryptozonia.* Marginalplatten (Randplatten) mehr oder weniger rudimentär. Papulae nicht auf die Apikalfläche beschränkt. Ambulakralplatten schmal.

Fam. *Linckiidae.* Scheibe klein, Arme dünn, lang, zylindrisch. Apikalskelet würfelig. *Chaetaster longipes* Retz. *Ophidiaster ophidianus* Lm. Mittelmeer. *Linckia multiforis* Lm. Ind. Oz.

Fam. *Zoroasteridae.* Scheibe klein, Arme zugespitzt. Rückenskelet in regelmäßigen Längs- und Querreihen. *Cnemidaster wyvillei* Sl. Rückenfläche der Scheibe mit großen Apikalplatten. Tiefsee, Nordpazif. Oz. *Zoroaster fulgens* Wyv. Th. Tiefsee, Atl. Oz.

Fam. *Solasteridae.* Apikalplatten netzförmig, mit paxillenähnlichen Stacheln. Pedicellarien fehlen. *Solaster papposus* Fabr. Zahl der Arme 11—14. *S. endeca* L. Zahl der Arme 8—10. Nordatlant.

Fam. *Pterasteridae.* Gestalt scheibenförmig pentagonal. Apikalskelet aus kreuz- und sternförmigen Platten mit Gruppen von Stacheln, die durch eine Membran verbunden sind. Im Zentrum der Scheibe eine Öffnung, die in den Raum unter diese Membran führt. Pedicellarien fehlen. *Pteraster militaris* Müll. Nordeurop. Meere.

Fam. *Echinasteridae.* Apikalskelet netzförmig. Scheibe breit, aber klein. Arme lang. *Cribrella sanguinolenta* Müll. Nordatlant. *Echinaster sepositus* Lm. Mittelmeer. *E. sentus* Say, Westindien (Fig. 813).

Fam. *Heliasteridae.* Scheibe breit, mehr als 25 Arme. Apikalskelet netzförmig. Füßchen vierreihig. *Heliaster helianthus* Lm. Chile.

Fam. *Asteriidae.* Scheibe ziemlich klein, Arme 5—12, lang. Apikalskelet netzförmig mit Stachlen. Ambulakralfüßchen vierreihig, mit breiter Saugscheibe. *Asterias (Asteracanthion) glacialis* L. Europ. Meere. *A. rubens* L. Atl. Oz. *A. tenuispina* Lm. Mittelmeer.

Fam. *Brisingidae.* Scheibe klein, Arme sehr zahlreich, lang. Apikalskelet rückgebildet oder nur auf der Scheibe. Stachel in einer Haut liegend. *Brisinga coronata* O. Sars. Nordeurop. Meere.

2. Ordnung. **Ophiuroidea, Schlangensterne.**[1])

Afterlose Echinodermen von sternförmiger Gestalt, mit langen zylindrischen, einfachen oder verästelten Armen, welche scharf von der Scheibe

---

[1]) Außer Müller u. Troschel, Ljungman, Verrill, Koehler, Perrier, Gregory vgl. Ch. F. Lütken, Additamenta ad historiam Ophiuri-

abgesetzt sind, keine Anhänge des Darmes aufnehmen und eine Reihe einfacher Wirbel besitzen. Die Ambulakralfurche von Schildern der Haut bedeckt, so daß die Ambulakralfüßchen an den Seiten der Arme hervorstehen. Mit Bursae.

Die Ophiuroideen zeichnen sich durch die zylindrischen, schlangenartig biegsamen einfachen, seltener verästelten Arme aus, welche von der flachen Scheibe scharf abgegrenzt sind und weder Fortsätze des Darmes noch Genitalorgane aufnehmen (Fig. 815). Die große Beweglichkeit der Arme vermittelt eine kriechende, sogar kletternde Lokomotion. Das Armskelet der Ophiuroideen besteht aus einer im Inneren gelegenen Reihe einfacher, als Wirbel bezeichneter Kalkstücke (Ambulacralia), die mit einem an der Spitze des Armes gelegenen Terminale abschließen, und aus vier Reihen von ihrer Lage nach den Wirbeln entsprechenden äußeren Schildern, die als Rückenschilder, Seitenschilder und Bauchschilder unterschieden werden. Letztere überdecken die Ambulakralfurche. Im Umkreise des Mundes stellen die Skeletstücke der Arme ein Mundskelet her. Zuweilen *(Cladophiurae)* bleibt die Körperhaut weich und enthält bloß kleine Kalkkörner. Am apikalen Scheibenskelet sind häufig die Zentralplatte und primären Radialia nachweisbar, während fünf primäre Interradialia (vielleicht Homologa der Basalia) mit der oralen Verschiebung der apikalen Teile der Scheibe in den Interradien nach der Oralseite gelangen und zu den sog. Mundschildern werden (Fig. 815). Die Ambulakralfüßchen sind tentakelförmig; sie dienen als Tastfüßchen, aber auch durch den Besitz von Klebdrüsen zum Anheften, somit der Lokomotion. Ampullen fehlen. Als Madreporenplatte fungiert eines der fünf Mundschilder. Die Afteröffnung fehlt stets, ebenso Pedicellarien. Die Genitaldrüsen münden in Taschen (Bursae), welche durch 2—4 schlitzförmige Spalten in jedem Interradius zu Seiten der Armbasis an der Oralseite der Scheibe sich öffnen. Bursae fehlen bei *Ophiactis virens.*

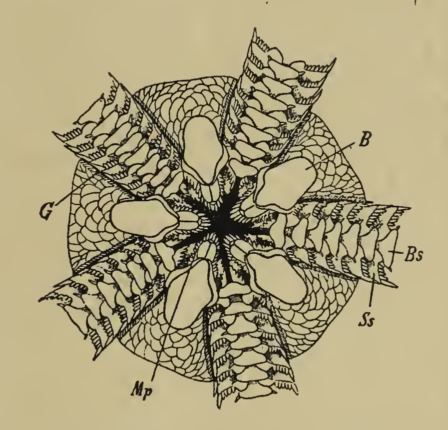


Fig. 815. Scheibe von *Ophiura ciliata* von der Oralseite (Original). ca. 2/1

B Mundschild, *Bs* Bauchschild, *Ss* Seitenschild der Arme, *Mp* Mundpapillen, *G* Bursalspalte.

Die freischwimmenden Larven der Ophiuroideen zeigen den Typus des Pluteus.

Die systematische Gruppierung folgt M. Meissner in Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierr. im Anschlusse an Bell und Perrier.

darum: Vidensk. Selsk. Skrift. Kopenhagen 1858—1869. T. Lyman, Report on the Ophiuroidea. Challenger Rep. V. 1882. J. Bell, A Contribution to the Classification of Ophiuroids etc. Proc. Zool. Soc. London 1892.

1. Unterordnung. *Zygophiurae.* Mit Gelenkteilen an den Armskeletgliedern. Arme unverzweigt und nicht gegen den Mund einrollbar.

Fam. *Ophiodermatidae.* Mit zahlreichen Mundpapillen, ohne Zahnpapillen. *Ophioderma lacertosum* Lm. *(longicauda* Retz.). Mit je 4 Bursalspalten in einem Interradius. Mittelmeer. *Pectinura* Forb.

Fam. *Ophiolepididae.* Mit 3—6 Mundpapillen. Zahnpapillen fehlen. *Ophiura ciliata* Retz. (*Ophioglypha lacertosa* Lym.). Atl. Oz., Mittelmeer (Fig. 815). *Ophiolepis* M. T.

Fam. *Amphiuridae.* 1—5 Mundpapillen. Arme auf der Oralseite der Scheibe eingesetzt. *Ophiactis virens* Sars. Fast stets mit 6 Armen. Bursae fehlen. Mittelmeer. *Amphiura squamata* Chiaje. Zwitter. Weit verbreitet. *Ophiopsila aranea* Forb. Mittelmeer.

Fam. *Ophiacanthidae.* Scheibe von einer weichen Haut überzogen, welche die unterliegenden Schuppen verbirgt. Keine oder wenige Zahnpapillen. *Ophiacantha setosa* Retz. Mittelmeer.

Ophiothrichidae. Armrückenschilder rückgebildet. Zahnpapillen 8—10, Mundpapillen fehlen. *Ophiothrix alopecurus* M. T. Atl. Oz. Mittelmeer. *O. fragilis* Abildg. Europ. Meere.

2. Unterordnung. *Streptophiurae.* Arme unverzweigt. Armskeletglieder ohne ausgebildete Gelenkteile, so daß die Arme nach dem Munde einrollbar sind.

Fam. *Ophiomyxidae.* Mundpapillen 3—7, Zähne fehlen, Arme an der Oralseite der Scheibe eingesetzt, mit weicher Haut bedeckt. *Ophiomyxa pentagona* Lm. Mittelmeer.

3. Unterordnung. *Cladophiurae.* Mit sattelförmigen Gelenken an den Armgliedern. Arme meist verzweigt, nach dem Munde zu einrollbar.

Fam. *Astrophytonidae.* Mit den Charakteren der Gruppe. *Trichaster palmiferus* Lm. Gr. Oz. *Gorgonocephalus (Astrophyton) costosus* Lm. (*arborescens* Rond.). Mittelmeer, Westindien. *G. verrucosus* Lm. Ind. Oz. *Euryale aspera* Lm. Indopaz. Oz.

3. Ordnung. **Echinoidea, Seeigel.**[1])

Kugelige, herzförmige oder scheibenförmige Echinodermen in der Regel mit unbeweglichem, aus Kalktafeln zusammengesetztem Skelet, welches als Schale den Körper umschließt und bewegliche Stacheln trägt, stets mit Mund- und Afteröffnung, mit lokomotiven und oft auch respiratorischen Ambulakralanhängen.

Die Skeletplatten der Haut verbinden sich zur Herstellung einer in der Regel festen, unbeweglichen, mehr oder minder sphäroidischen Schale,

---

[1]) Außer J. Th. Klein, Desor, de Meijere u. a. vgl. S. Lovén, Études sur les Echinoidées. Stockholm 1874. Al. Agassiz, Revision of the Echini. Cambridge 1872—1874. Report on the Echinoidea. Challenger Rep. III. 1881. P. M. Duncan, A Revision of the Genera and great Groups of the Echinoidea. Journ. Linn. Soc. London XXIII. 1889. Th. Mortensen, Echinoidea. Danish Ingolf-Exped. IV. 1903—1907. L. Döderlein, Die Echinoiden der deutschen Tiefsee-Expedition. Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp. V. 1906. A. Agassiz and H. L. Clark, Hawaiian and other Pacific Echini. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XXXIV. 1907—1909. H. L. Hawkins, Classification, Morphology and Evolution of the Echinoidea Holectypoidea. Proc. Zool. Soc. London 1912.

welche bald regulär radial, bald irregulär oder symmetrisch gestaltet ist. Mit seltenen Ausnahmen *(Echinothuriidae)* schließen die Kalkplatten mittels Suturen fest aneinander und bilden zwanzig in Meridianen angeordnete Reihen, von denen je zwei benachbarte alternierend in die Strahlen und Zwischenstrahlen fallen (Fig. 783). Fünf Paare, die Ambulakralplatten, werden von feinen Porenreihen zum Durchtritt der langen Saugfüßchen durchbrochen und tragen ebenso wie die breiten Interambulakralplatten kugelige Höcker und Tuberkeln, auf welchen die beweglichen, äußerst verschieden gestalteten Stacheln eingelenkt sind. Der Mund wird von einer weichen Mundhaut *(Peristom)* umgeben, auf die sich bei den *Cidariden* die Ambulakral- und Interambulakralplatten, bei den *Streptosomata (Echinothuriidae)* bloß die Ambulakralplatten in beweglich verbundenen Reihen fortsetzen, welche sich bei den *Stereodermata* auf je 2 ambulakrale sog. Buccalplatten beschränken. Am apikalen Pole enden die ambulakralen Plattenreihen mit je einem unpaaren durchbohrten Terminale (sog. Ocellarplatte), die interambulakralen Plattenreihen mit einer in der Regel vom Genitalporus durchsetzten sog. Genitalplatte. Letztere umstellen das den After enthaltende Periprokt (Afterfeld). Selten *(Saleniidae)* wird der Apikalpol nur von der Zentralplatte eingenommen (Fig. 789). Indem ein Radius kürzer oder länger wird als die anderen untereinander gleichen Strahlen, entstehen länglich-ovale, seitlich symmetrische Formen mit zentralem Mund und After, aber bereits unpaarem vorderen Radius *(Heterocentrotus, Echinometra)*. Bei irregulären Seeigeln rückt die Afteröffnung aus dem Scheitelpol in den unpaaren Interradius *(Clypeastroidea)* (Fig. 784), oft erhält auch die Mundöffnung eine vordere exzentrische Lage *(Spatangoidea)* (Fig. 785). Auch erscheinen bei den meisten irregulären Seeigeln die Ambulakren an der Aboralseite des Körpers blattförmig *(petaloid)* verbreitert und bilden die sog. Ambulakralrosette.

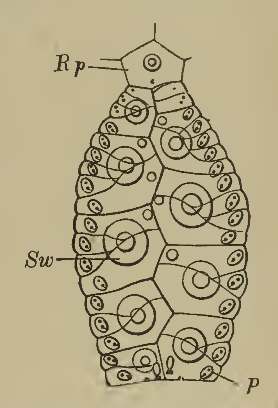


Fig. 816. Drittes Ambulakrum eines *Strongylocentrotus droebachiensis* von 3 *mm* (nach Lovén).

Rp Ocellarplatte. Die Großplatten zeigen die Zusammensetzung aus Primärplatten *(P)* mit je einem Doppelporus. *Sw* Stachelwarze. An den untersten Primärplatten je ein Sphaeridium.

Zu jedem Füßchen gehört stets ein Porenpaar (Zufluß- und Abflußporus) und in der Regel zu einer Ambulakralplatte (Primärplatte) ein solcher Doppelporus; doch können mehrere Primärplatten zu sog. Großplatten verschmelzen (*Echinidae, Echinometridae* u. a.) (Fig. 816). Bei vielen regulären Formen sind alle Ambulakralanhänge (Füßchen) von gleicher Form und mit einer durch Kalkstückchen gestützten Saugscheibe versehen; bei anderen entbehren die apikalen Füßchen der Saugscheibe und sind zugespitzt, oft auch am Rande eingeschnitten. Die irregulären Seeigel besitzen neben den Füßchen fast durchwegs Kiemenfüßchen auf der

Ambulakralrosette. Als Madreporenplatte fungiert meist eine der Genitalplatten, doch verbreiten sich bei manchen Formen die Madreporenöffnungen über mehrere oder alle Apikalplatten (Fig. 784). Bei den *Spatangiden* finden sich auch an der Oberfläche eigentümliche Streifen, *Fasciolen* (Fig. 785 *a*), auf denen die *Clavulae* verbreitet sind. Pedicellarien kommen allgemein vor. Von Hautkiemen treten bei den meisten regulären Seeigeln Mundkiemen auf. Für die innere Organisation ist die Lage der Nerven und Ambulakralgefäßstämme unterhalb des Skelets hervorzuheben. Der Darm ist schlauchförmig, mit Nebendarm versehen. Bei den *Regularia* und *Clypeastroidea* findet sich um den Schlund ein Kaugerüst mit Zähnen (Fig. 791).

Die in der Entwicklung auftretenden Larven sind Pluteusformen mit Wimperepauletten oder Scheitelstab.

Die Seeigel leben vorzugsweise in der Nähe der Küste und ernähren sich von Mollusken, kleinen Seetieren und Fucoideen. Einige Echinusarten besitzen das Vermögen, sich Höhlen in Felsen zum Aufenthalt zu bohren.

Die systematische Übersicht folgt im allgemeinen M. Meissner (Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierr.) im Anschlusse an Mortensen, Duncan, Gregory.

1. Unterordnung. *Regularia.* Sphäroidische Seeigel, mit Mund und After an den entgegengesetzten Polen der Schale, mit Kauapparat.

1. Sektion. *Endobranchiata.* Ohne Mundkiemen.

Fam. *Cidaridae.* Dickschalige Seeigel mit kräftigen Stacheln. Die Ambulakral- und Interambulakralplatten setzen sich auf die Mundhaut fort. *Cidaris cidaris* L. (*Dorocidaris papillata* Leske). Atl. Oz., Mittelmeer. *Eucidaris tribuloides* Lm. Westindien. *Phyllacanthus imperialis* Lm. Ind. Oz.

2. Sektion. *Ectobranchiata.* Mit Mundkiemen.

1. Tribus. *Streptosomata.* Schale beweglich. Nur die Ambulakralplatten setzen sich auf die Mundhaut fort.

Fam. *Echinothuriidae.* Mit beweglich verschiebbaren Schalenplatten. *Asthenosoma varium* Gr. Ind. Oz. *Phormosoma placenta* Wyv. Th. Tiefsee, Atl. Oz. *Echinothuria* Woodw. Fossil. Ob. Kreide.

2. Tribus. *Stereodermata.* Schale starr. An der Mundhaut meist nur isolierte Buccalplatten.

Fam. *Saleniidae.* Mit persistierender Zentralplatte. After subzentral (Fig. 789). Ambulakralfelder schmal. Poren in einer Reihe. *Salenia varispina* A. Ag. Westindien.

Fam. *Diadematidae.* Afterfeld von mehreren Platten bedeckt. Schale dünnwandig. Stacheln meist lang, hohl und rauh. *Diadema saxatile* L. (*setosum* Gray). Atl. u. Ind. Oz. *Centrostephanus longispinus* Phil. Mittelmeer, Atl. Oz.

Fam. *Arbaciidae.* Schale halbkugelförmig oder subkonisch, ziemlich dick. Analfeld aus 4 dreieckigen Platten bestehend. Auriculae nicht geschlossen. *Arbacia aequituberculata* Blainv. *A. lixula* L. (*pustulosa* Leske). Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Temnopleuridae.* Auriculae geschlossen. Mit Grübchen oder Furchen an den Plattennähten. Stacheln meist kurz und dünn. *Temnopleurus toreumaticus* Leske. *Salmacis bicolor* Ag. Ind. Oz.

Fam. *Echinidae.* Mit c-förmigen Spicula. Globifere Pedicellarien mit Endzahn und Seitenzähnen. *Psammechinus microtuberculatus* Blainv. *Echinus acutus* Lm.

E. melo Lm. Atl. Oz., Mittelmeer. *E. esculentus* L. Nordeurop. Meere. *Paracentrotus lividus* Lm. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Toxopneustidae.* Globifere Pedicellarien mit Endzahn, ohne Seitenzähne. *Toxopneustes pileolus* Lm. Ind. Paz. Oz. *Tripneustes (Hipponoë) gratilla* L. Ind. Paz. Oz. *Sphaerechinus granularis* Lm. Atl. Oz., Mittelmeer. *Strongylocentrotus droebachiensis* Müll. Nordatl. (Fig. 783).

Fam. *Echinometridae.* Schale im Umkreise mehr oder weniger länglich. Globifere Pedicellarien mit Endzahn und unpaarem kräftigem Seitenzahn. *Echinometra lucunter* L. *Heterocentrotus (Acrocladia) mammillatus* L. Schale länglich. Stacheln sehr groß, kantig. Ind. Oz., Südsee. *Podophora atrata* L. Stacheln sehr kurz und dick. Ind. Paz. Oz.

2. Unterordnung. *Irregularia.* Bilateralsymmetrische Seeigel mit zentralem oder exzentrischem Munde, After stets in den hinteren Interradius gerückt.

1. Sektion. *Gnathostomata.* Mund zentral. Kauapparat vorhanden.

1. Tribus. *Holectypoidea.* Kieferapparat schwach. Ambulakra nicht petaloid.

Fam. *Pygastridae.* Peristom groß. After etwas aus dem Scheitel nach hinten gerückt. Nur ein lebender Vertreter. *Pygastrides relictus* Lov. Karaib. Meer.

2. Tribus. *Clypeastroidea,* Schildigel. Kieferapparat wohl entwickelt. Ambulakra meist petaloid.

Fam. *Fibulariidae.* Blätter der Ambulakra rudimentär, am Ende offen. Kleine Formen. *Echinocyamus pusillus* Müll. Atl. Oz., Mittelmeer. *Fibularia ovulum* Gm. (*minuta* Pall.). Ind. Oz.

Fam. *Laganidae.* Flache fünfeckig ovale Formen. Ambulakra lanzettförmig, am Ende nicht geschlossen. *Laganum depressum* Less. Ind. Paz. Oz.

Fam. *Clypeastridae.* Große dickschalige Formen. Im Innern der Schale finden sich Kalkpfeiler. Ambulakralblätter meist petaloid und am Ende geschlossen. Furchen der Unterseite nicht verzweigt. *Clypeaster rosaceus* L. Ind. Oz. (Fig. 784). *Diplothecanthus (Echinanthus) reticulatus* L. Westindien.

Fam. *Scutellidae.* Sehr flach, scheibenförmig. Schale meist mit Einschnitten oder Löchern. Furchen der Unterseite verzweigt. Im Innern der Schale durchbrochene Scheidewände oder Kalknetze. *Echinarachnius parma* Lm. Still. Oz. *Encope emarginata* Leske. Westindien. *Rotula dentata* Leske. Afr. Küste, Atl. Oz.

2. Sektion. *Atelostomata* (*Spatangoidea,* Herzigel). Ohne Kieferapparat.

1. Tribus. *Asternata.* Ohne Sternum und ohne Fasciolen.

Fam. *Echinoneidae.* Ambulakra bandförmig. Peristom zentral. Kleine Formen. *Echinoneus cyclostoma* Leske. Ind. Paz. Oz. Hier schließen sich an: *Anochanus sinensis* Gr. China (?). *Echinolampas oviformis* Leske. Ind. Oz.

2. Tribus. *Sternata.* Sog. Sternum (große orale Platten des hinteren Interradius) wohl entwickelt. Häufig mit Fasciolen.

Fam. *Spatangidae.* Ambulakra petaloid verbreitert. Vorderes Ambulakrum reduziert. *Hemiaster cavernosus* Phil. Antarkt. *Schizaster canaliferus* Lm. Mittelmeer. *Brissus unicolor* Klein (*columbaris* Lm.). Atl. Oz., Mittelmeer. *Brissopsis lyrifera* Forb. (Fig. 785). Atl. Oz. *Spatangus purpureus* Müll. *Echinocardium cordatum* Penn. *E. mediterraneum* Forb. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Ananchytidae.* Schale eiförmig, Ambulakra nicht petaloid. System der apikalen Platten verlängert. *Stereopneustes relictus* Meijere. Ind. Oz. Hier schließt sich an *Pourtalesia miranda* A. Ag. Atl. Oz., Tiefsee.

4. Ordnung. **Holothurioidea, Seewalzen.**[1])

In der Richtung der Hauptachse wurmförmig gestreckte Echinodermen mit lederartiger, von meist kleinen Kalkkörpern durchsetzter Körperbedeckung, mit einem Kranz meist retraktiler Tentakel in der Umgebung des Mundes und terminaler Afteröffnung.

Der Körper der Holothurien ist walzen- oder wurmförmig in der Richtung der Hauptachse gestreckt und zeigt mehr oder minder eine Bilateralsymmetrie (Fig. 786). Letztere manifestiert sich zunächst im inneren Bau, prägt sich aber zuweilen auch in der äußeren Form dadurch aus, daß die eine Seite des Körpers (Bauchseite) sich abflacht und zu einer Kriechsohle wird. Dieser Sohle gehören drei Ambulakren (Trivium) an, in der Mitte mit dem dem Interradius des Genitalorganes gegenüberliegenden Ambulakrum. Die Körperbedeckung bleibt stets weich und lederartig, indem sich die Skeletbildung auf die Ablagerung zerstreuter Kalkkörper von bestimmter Form (gegitterter Täfelchen, Stühlchen, Rädchen, Anker) beschränkt (Fig. 787), die aber auch fehlen können (z. B. *Pelagothuria*). Selten *(Psolus)* treten größere Kalkplatten in der Rückenhaut auf, welche sich dachziegelförmig decken. Die Ambulakralfüßchen stehen in fünf Meridianreihen angeordnet (z. B. *Cucumaria*) oder sind gleichmäßig über die Oberfläche ausgebreitet *(Holothuria)* oder fehlen *(Synaptidae, Molpadiidae, Pelagothuria)* (Fig. 817). Sie sind meist zylindrisch und enden mit einer Saugscheibe, in anderen Fällen sind sie konisch und entbehren der Saugscheibe. Die um den Mund gestellten Tentakel, welche ebenfalls Ambulakralanhänge darstellen, sind fiederartig geteilt, selbst dendritisch verzweigt (Fig. 786) oder schildförmig, d. h. mit einer oft mehrfach geteilten Scheibe versehen (Fig. 796). Für die Bewegung kommt der Hautmuskelschlauch in Betracht, dessen Längsbündel sich an dem Kalkringe im Umkreise des Schlundes befestigen. Für das System der Wassergefäße kann es als charakteristisch gelten, daß der in der Regel einfache, zuweilen in mehrfacher Zahl vorhandene Steinkanal frei in der Leibeshöhle mit einem Kalkgerüst (sog.

[1]) J. F. Brandt, Prodromus descriptionis animalium ab H. Mertensio observatorum. Fasc. I. Petropoli 1835. A. Baur, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Dresden 1864. E. Selenka, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XVII. 1867. Hj. Théel, Report on the Holothurioidea. Challenger Rep. IV, XIV. 1882—1886. D. C. Danielssen og J. Koren, Holothurioidea. Norweg. North-Atl. Exp. Christiania 1882. H. Ludwig, Die Seewalzen. Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierr. 1889—1892. The Holothurioidea. Rep. Expl. „Albatross". Mem. Mus. Zool. Harvard Coll. XVII. 1894. R. Perrier, Holothuries. Expéd. scient. du „Travailleur" et du „Talisman". Paris 1902. H. L. Clark, The Apodous Holothurians. Smithson. Contrib. to knowledge. XXXV. Washington 1907. Hj. Östergren, Zur Phylogenie und Systematik der Seewalzen. Zoolog. Stud. Tilläg. Prof. Tullberg. 1907. S. Becher, Die Stammesgeschichte der Seewalzen. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. I. 1908. Vgl. ferner die Schriften von J. Müller, Semper, v. Marenzeller, Lampert, E. Hérouard, Woodland u. a.

innere Madreporenplatte) endet. Nur bei einigen Tiefseeholothurien und *Synaptiden* mündet der Steinkanal im dorsalen Interradius in der Nähe des Fühlerkranzes an der Haut nach außen. Der Darm ist schlauchförmig und mündet durch eine Kloake nach außen, von welcher meist die als Atmungsorgane fungierenden, baumförmig verästelten Wasserlungen entspringen (Fig. 796). Weitere Anhänge der Kloake sind die bei vielen *Holothuriiden* und einigen anderen Formen vorkommenden *Cuvierschen Organe*, drüsige Schläuche mit klebrigem Sekret, die zur Kloakenöffnung herausgestoßen werden können. Das in einfacher Zahl vorhandene Genitalorgan liegt in dem Interradius der sog. Rückenseite und bildet ein Büschel verästelter Schläuche, deren einfacher Ausführungsgang in der Nähe des vorderen Körperendes sich nach außen öffnet. Die *Synaptiden* und *Molpadiiden* sind hermaphroditisch. Die in der Entwicklung auftretenden Dipleurulalarven sind Auricularien.

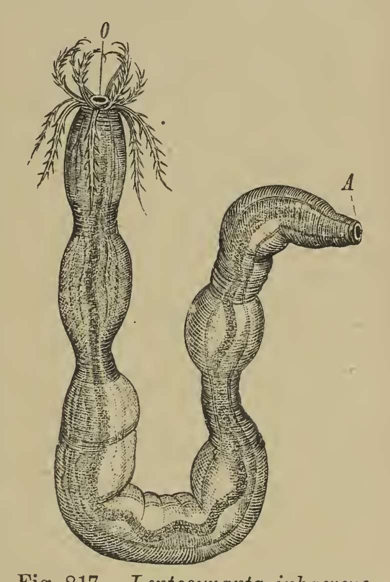


Fig. 817. *Leptosynapta inhaerens* (nach Quatrefages). ca. 1/2
O Mund, A After. Der Darm schimmmert durch die Haut hindurch.

Die Holothurien leben auf dem Meeresboden meist an seichten Stellen in der Nähe der Küste, wo sie sich langsam kriechend fortbewegen, viele gehören der Tiefsee an. Die fußlosen *Synaptiden* bohren sich in den Sand ein. Merkwürdigerweise stoßen namentlich die *Holothuriiden* leicht den hinter dem Gefäßringe abreißenden Darmkanal aus, vermögen denselben aber wieder zu ersetzen. Die Synaptiden brechen ihren Körper leicht in mehrere Teilstücke.

In der systematischen Übersicht ist H. Ludwig gefolgt.

1. Unterordnung. *Actinopoda.* Alle äußeren Ambulakralanhänge, auch die Fühler, entspringen von den Radiärkanälen.

Fam. *Holothuriidae (Aspidochirotae).* Füßchen vorhanden. Fühler schildförmig. Rückziehmusken fehlen. Wasserlungen vorhanden. *Holothuria tubulosa* Gm. Mittelmeer (Fig. 796). *H. polii* Chiaje. Atl. Oz., Mittelmeer. *H. impatiens* Forsk. Weit verbreitet. *H. edulis* Less. Ind. Oz., Südsee. Als Trepang im Handel. *Stichopus regalis* Cuv. Mit abgeflachter Bauchseite. Mittelmeer. Hier schließen sich an *Synallactes alexandri* Ludw. Galapagos-Ins. *Mesothuria intestinalis* Asc. et Rathke. Atl. Oz., Mittelmeer. Beide Tiefseeformen.

Fam. *Elpidiidae (Elasipoda).* Füßchen vorhanden. Körper fast stets mit abgeflachter Bauchseite. Füßchen auf die Bauchseite beschränkt. Fühler schildförmig. Rücken mit kegelförmigen Ambulakralfortsätzen. Fühlerampullen, Rückziehmuskeln und Wasserlungen fehlen. Tiefseebewohner. *Elpidia glacialis* Théel. Arktisch. *Deima validum* Théel. Nördl. Still. Oz. *Psychropotes longicauda* Théel. Ind. Paz. Oz. Hier schließt sich die frei schwimmende füßchenlose und skeletlose *Pelagothuria* Ludw. an. Golf von Panama.

Fam. *Cucumariidae (Dendrochirotae).* Füßchen vorhanden. Tentakel baumförmig. Rückziehmuskeln wohl ausgebildet. Wasserlungen vorhanden. *Cucumaria planci* Brdt. *(doliolum* Aut.). Mittelmeer (Fig. 786). *C. cucumis* Risso, Adria. *Thyone fusus* Müll. Mittelmeer, Nordatlant. *Phyllophorus urna* Gr. Mittelmeer. *Psolus phantapus* Strussenf. Mit scharf begrenzter söhliger Bauchscheibe. Mund und After nach aufwärts gerückt. Nordatlant. *Rhopalodina lageniformis* Gray. Mund und After dorsal zusammengerückt auf der Spitze eines stielförmigen Körperabschnittes. Kongoküste.

Fam. *Molpadiidae.* Füßchen fehlen. Fühler schlauchförmig oder gefingert. Wasserlungen vorhanden. *Caudina arenata* Gd. Ostküste von Nordam. *Molpadia (Ankyroderma) musculus* Risso, Mittelmeer. *M. oolitica* Pourt. Arktisch, zirkumpolar.

2. Unterordnung. *Paractinopoda.* Nur Fühler vorhanden, deren Kanäle vom Ringkanal entspringen. Füßchen und Radiärkanäle fehlen.

Fam. *Synaptidae.* Fühler gefiedert oder gefingert. Wasserlungen fehlen. *Synapta maculata* Cham. et Eys. Von Meterlänge. Ind. u. Still. Oz. *Labidoplax (Synapta) digitata* Mont. *Leptosynapta inhaerens* Müll. Atl. Oz., Mittelmeer (Fig. 817). *Synaptula hydriformis* Lsr. *(Synapta vivipara* Oerst.) Westindien. *Chiridota laevis* F. Nordatlant. *Myriotrochus rinkii* Steenstr. Zirkumpolar. *Rhabdomolgus ruber* Kef. Kalkkörper der Haut fehlen. Helgoland.

II. Subphylum. **Homalopterygia.**

Deuterostomier mit ventralem, auf das Prostoma zurückzuführendem After. Der fischchenähnliche Körper mit horizontalem Flossensaum.

Die baulichen Eigentümlichkeiten der hierher gehörigen *Chaetognatha* zusammengehalten mit den aus der Entwicklungsgeschichte sich ergebenden Tatsachen machen es notwendig, für diese Tiergruppe ein besonderes Subphylum zu bilden. In der sekundären Entwicklung des Mundes und der wahrscheinlichen Entstehung des Afters aus dem Prostoma besitzen die Homalopterygier gemeinsame Charaktere mit den Coelomoporen und Chordoniern.

8. Kladus. **Chaetognatha, Borstenkiefer.**[1])

Homalopterygier von fischchenähnlicher Gestalt, mit in Kopf-, Rumpf- und Schwanzabschnitt gegliedertem Körper, der einen horizontalen Flossen-

---

[1]) Außer Krohn, Wilms, Elpatiewsky, Buchner vgl. A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. XVI. 1871. O. Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIII. 1873. O. Hertwig, Die Chaetognathen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XIV. 1880. B. Grassi, I Chetognati. Fauna und Flora Neapel. 1883. S. Strodtmann, Die Systematik der Chaetognathen etc. Arch. f. Naturgesch. LVIII. 1892. L. Doncaster, On the Development of Sagitta. Quart. Journ. micr. sc. XLVI. 1902. Th. Krumbach, Über die Greifhaken der Chaetognathen. Zool. Jahrb. XVIII. 1903. G. H. Fowler, The Chaetognatha of the Siboga Expedition. Leiden 1906. R. v. Ritter-Záhony, Zur Anatomie des Chaetognathenkopfes. Denkschr. Akad. Wien. LXXXIV. 1909. Chaetognathi. Tierr. 29. 1911. N. M. Stevens, Further Studies on Reproduction in Sagitta. Journ. Morph. XXI. 1910.

saum besitzt. Der Mund von Fanghaken umstellt. Mit aus Längsmuskelfasern gebildetem Hautmuskelschlauch, mit Cerebral- und Ventralganglion. Zwitter.

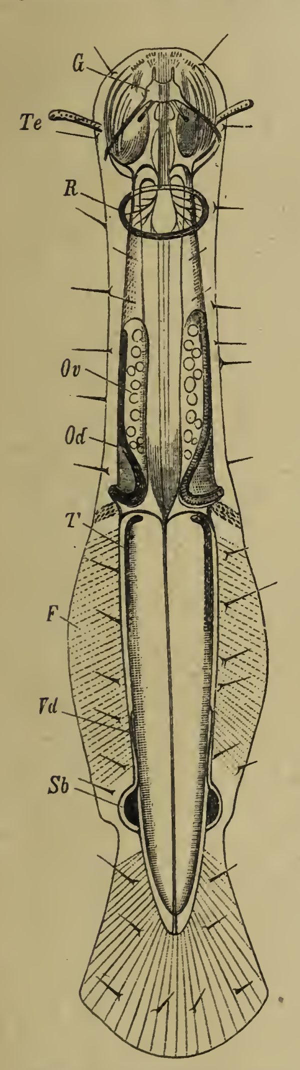


Fig. 818. *Spadella cephaloptera*, Rückenansicht (nach O. Hertwig, Deutung etwas verändert). $^{30}/_{1}$

F Flosse, *G* Cerebralganglion, *Te* Tentakeln, *R* Geruchsorgan, *Ov* Ovarium, *Od* schlauchförmiges Receptaculum innerhalb des Oviduktes, *T* Hoden, *Vd* Vas deferens, *Sb* Samenblase.

Der bilateralsymmetrische Körper der planktonisch lebenden Chaetognathen (Fig. 818) ist durchsichtig und erinnert in seiner Erscheinung und fortschnellenden Bewegung an ein Fischchen. An demselben ist ein rundlicher Kopfabschnitt, ein walzenförmiger Rumpf- und ein sich gegen das Hinterende zuspitzender Schwanzabschnitt zu unterscheiden, eine Gliederung, der auch das Vorhandensein von drei Coelomsackpaaren entspricht (Fig. 38). Der Schwanz und der Rumpf weisen eine verschieden ausgebildete horizontale, von Strahlen gestützte Flosse auf. Die Haut baut sich aus einem stellenweise geschichteten Epithel und einem Hautmuskelschlauch auf, der ähnlich wie bei den Anneliden aus vier, zwei dorsalen und zwei ventralen, Längsmuskelbändern besteht, zu welchen bei *Spadella* und *Eukrohnia* noch transversale zwischen Ventrallinie und Seitenfeldern verlaufende Muskeln hinzukommen (Fig. 819). Die Rumpfmuskulatur ist quergestreift.

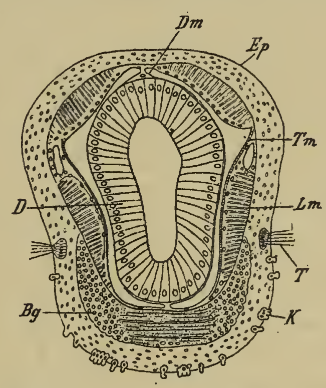


Fig. 819. Querschnitt durch den Rumpf von *Spadella cephaloptera* (nach O. Hertwig).

Ep Epidermis, *Lm* Längsmuskulatur, *Tm* Transversalmuskel, *T* Tastorgan, *K* Klebzellen, *Bg* Bauchganglion, *D* Darm, *Dm* dorsales Mesenterium.

Der Mund liegt subterminal am Kopfe; vor ihm finden sich in Reihen angeordnete stachelartige Zähne, zu seinen Seiten Gruppen durch Muskeln beweglicher Fanghaken, die innerhalb einer den Kopf umsäumenden Hautfalte (Kopfkappe) entspringen. Er führt in ein geradgestrecktes Darmrohr, das an dem Hinterende des Rumpfes ventral im After ausmündet. Der Darm wird im Rumpf durch ein ventrales und dorsales Mesenterium in der Leibeshöhle befestigt. Ein Blutgefäßsystem fehlt. Exkretionsorgane sind nicht nachgewiesen. Das Nervensystem besteht aus

einem im Kopfe gelegenen Cerebralganglion, das durch eine Kommissur mit einem großen im Rumpfabschnitte gelegenen Ventralganglion in Verbindung steht. Dazu kommen noch zwei neben dem Munde gelegene Ganglien, welche durch eine Schlundkommissur untereinander und mit dem Kopfganglion verbunden sind. Bei *Sagitta hexaptera* legt sich an das Hinterende des Cerebralganglions ein Kanal mit Porus (Neuroporuskanal) an (K. C. Schneider). Während vom Cerebralganglion der Kopf innerviert wird, gehen vom Ventralganglion die Nerven für Rumpf und Schwanz ab und enden in einem Nervenplexus. Fast alle Teile des Nervensystems liegen im Epithel der Haut. Von Sinnesorganen finden sich am Kopf ein Paar Augen, ein dorsales, ringförmiges, bewimpertes Geruchsorgan (Flimmerkrone oder Corona), seltener *(Spadella)* Tentakel. Zahlreiche Gruppen von Sinneszellen mit Tastborsten liegen über den Körper verstreut.

Die Chaetognathen sind hermaphroditisch. Die paarigen Ovarien liegen im Rumpfcoelom. Die Eier gelangen durch temporär sich bildende Öffnungen in den lateral gelegenen Ovidukt, der am Hinterende des Rumpfes seitlich nach außen mündet. Innerhalb des Ovidukts liegt ein blindgeschlossenes Receptaculum seminis, das eine von der Oviduktöffnung gesonderte Ausmündung besitzt. In den durch eine Scheidewand getrennten Coelomhöhlen des Schwanzes finden sich die Hoden als wandständige Keimlager, deren Produkte in die Coelomhöhle und von hier durch kurze, mit einer Samenblase versehene Vasa deferentia nach außen gelangen.

Die Eier werden meist einzeln frei abgelegt. Die Entwicklung ist eine direkte. Die Furchung ist äqual, die Gastrula entsteht durch Invagination. Schon zu dieser Zeit lassen sich im Entoderm dem Gastrulamund gegenüber zwei Urgenitalzellen unterscheiden, die später in die Gastralhöhle austreten und schließlich in das Coelom gelangen. Am aboralen Pole bildet das Entoderm zwei Falten, durch welche die Gastralhöhle in einen mittleren und zwei seitliche Räume zerfällt. Während die Zellbekleidung der letzteren zum Mesoderm wird, liefert die des mittleren Raumes die Darmwand, an welcher, dem sich schließenden Urmund gegenüber, der bleibende Mund zum Durchbruch kommt (Fig. 209). Vom Vorderende der Coelomsäcke schnüren sich die Coelomabschnitte des Kopfes ab, während die Scheidewand zwischen Rumpf- und Schwanzabschnitt des Coeloms erst nach dem Ausschlüpfen der Jugendform entsteht. Der Embryo wächst in die Länge und krümmt sich ventralwärts ein. Der Darmabschnitt der Schwanzregion wird rückgebildet. Über die Entstehung des Afters fehlen Beobachtungen; wahrscheinlich ist derselbe auf den Gastrulamund zurückzuführen.

Die Chaetognathen sind im Plankton aller Meere verbreitet. *Spadella cephaloptera* vermag mittels ventraler Klebzellen zu kriechen.

Klasse: **Sagittoidea, Pfeilwürmer.**

Fam. *Sagittidae. Sagitta hexaptera* Orb. Weit verbreitet. *S. bipunctata* Q. G. *Spadella cephaloptera* W. Busch. Atl. Oz., Mittelmeer (Fig. 818). *Eukrohnia (Krohnia) hamata* Möb. Weit verbreitet.

III. Subphylum. **Chordonia.**

Deuterostomier mit Chorda dorsalis, mit dorsal gelegenem Zentralnervensystem, mit ventralem oder sekundär dorsalwärts verlagertem After.

Die in diesem Subphylum zusammengefaßten *Tunicata, Acrania* und *Vertebrata* zeichnen sich durch ein dorsal vom Entoderm aus angelegtes Achsenskelet, die Chorda dorsalis, aus; dorsal von letzterer hat das Zentralnervensystem seine Lage, ventral der Darm. Die Mundöffnung ist sekundär nahe dem Vorderende des Darmes entstanden, der After geht aus dem Prostoma hervor, das zuerst dorsalwärts verlagert erscheint und später an die Ventralseite oder wieder sekundär dorsalwärts verschoben wird. Bei allen im Wasser lebenden Formen dient der Pharynxabschnitt des Darmes durch Ausbildung von Spalten und zuweilen auch Kiemen an demselben der Respiration. Bei den am Lande lebenden Formen erscheint dieser Atmungsapparat nur im Embryonalleben und wird durch die Lungen substituiert.

9. Kladus. **Tunicata, Manteltiere.**[1])

Festsitzende oder freischwimmende Chordonier von sackförmigem oder tonnenförmigem, zuweilen mit einem Schwanzanhang versehenem Körper, von einer meist dicken Cuticularbildung (sog. Mantel) umhüllt; Chorda nur selten beim ausgebildeten Tier erhalten, in der Regel samt der hinteren Körperregion rückgebildet; mit weitem, zugleich der Respiration dienendem Pharyngealsack, mit Herz, hermaphroditisch.

Die *Tunicaten* sind freischwimmend oder festsitzend (Fig. 820, 821). Im ersteren Falle ist ein tonnenförmiger Vorderkörper und ein mit Chorda versehener schwanzartiger Hinterkörper zu unterscheiden *(Copelata)* (Fig. 822), oder letzterer fehlt *(Thaliacea),* was auch für alle festsitzenden Formen *(Tethyodea)* gilt.

Die Tunicaten verdanken ihren Namen dem Vorhandensein einer gallertigen bis cartilaginösen Hülle (Tunica, Mantel), welche den Körper

---

[1]) O. Seeliger, Tunicata. Fortg. v. R. Hartmeyer u. G. Neumann. Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierr. 1893—1913. W. A. Herdman, A revised Classification of the Tunicata. Journ. Linn. Soc. XXIII. 1891. F. Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890. M. M. Metcalf, Notes on the Morphology of the Tunicata. Zool. Jahrb. XIII. 1900. W. Dahlgrün, Untersuchungen über den Bau der Exkretionsorgane der Tunicaten. Arch. mikr. Anat. LVIII. 1901. J. Alder a. A. Hancock, The British Tunicata. 3 Vls. Vol. III. edited by J. Hopkinson. London 1905—1912.

vollständig umgibt. Der Mantel wird von einer Grundmasse mit eingeschlossenen Zellen gebildet, die aus einer der Cellulose gleichen Substanz, dem Tunicin, besteht; er erscheint, obwohl als cuticulare Ausscheidung des Hautepithels entstanden, infolge eingewanderter (mesodermaler) Zellen als eine Form des Bindegewebes. Unter dem Mantel folgt das Körperepithel und ein gallertiges Bindegewebe, in welchem sämtliche Organe des Körpers lagern.

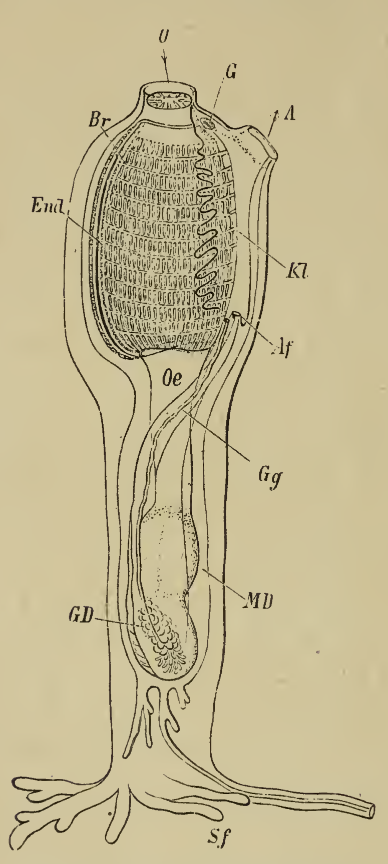


Fig. 820. *Clavelina lepadiformis* (aus règne animal). ca. $^3/_1$

O Mund, *Br* Kieme (Pharyngealsack), *End* Endostyl, *Oe* Oesophagus, *MD* Magendarm, *Kl* Kloakenraum, *A* Auswurfsöffnung, *Af* After, *G* Ganglion, *GD* Genitaldrüse, *Gg* Ausführungsgang derselben, *Sf* Stolonen.

Die weite Mundöffnung liegt am Vorderende des Körpers und führt durch eine kurze, vom Ektoderm aus entstandene Mundhöhle in einen zugleich der Atmung dienenden Pharyngealsack, dessen Spalten sowie der After bei den *Copelata* direkt nach außen führen (Fig. 822). Bei allen übrigen Tunicaten ist ein durch Einsenkung von der Haut aus entstandener Kloakenraum vorhanden, in den die Kiemenspalten, der After sowie auch die Genitaldrüsen einmünden. Die Ausmündung des Kloakenraumes liegt bei den *Thaliacea* an dem der Mundöffnung entgegengesetzten Körperende (Fig. 821), bei den festsitzenden *Tethyodea* dorsal in einiger Entfernung vom Mund (Fig. 820).

Die aus kleinen Organismen und organischem Detritus bestehende Nahrung wird durch Wimpereinrichtungen in den am Hinterende des Pharynx beginnenden Oesophagus eingeführt. Ein den Pharynxeingang umsäumender Wimperbogen setzt sich in eine ventrale Flimmerrinne fort, die mit ihren drüsigen Seitenwänden (Schleimdrüse) den sog. Endostyl vorstellt; ferner findet sich eine dorsale Flimmerrinne vor. Die mit dem Wasser in den Pharynx eingeführten Nahrungsteilchen gelangen in den Flimmerstrom des Endostyls und werden vom Schleim desselben eingeschlossen längs der Wimperbogen in die Epibranchialrinne und längs dieser in den Oesophagus eingeleitet. Der Oesophagus führt in den Magen, welcher in den Darm übergeht.

Überall findet sich ventral ein rinnenförmiges, dorsal offenes oder schlauchförmiges und dann nur hinten und vorn in die primäre Leibes-

höhle sich öffnendes Herz, das, in einem zarten Pericardium (Coelom) gelegen, von dem einen nach dem anderen Ende hin fortschreitende Kontraktionen ausführt. Bemerkenswert ist der plötzliche (von van Hasselt bei Salpen entdeckte) Wechsel in der Richtung der Kontraktionen, durch welche nach momentanem Stillstande die Richtung der Blutströmung eine umgekehrte wird. Die Blutbahnen sind Lückenräume in dem die primäre Leibeshöhle erfüllenden gallertigen Bindegewebe.

Das Zentralnervensystem beschränkt sich in der Regel auf ein einfaches, dorsal vom Pharynx gelegenes Ganglion.

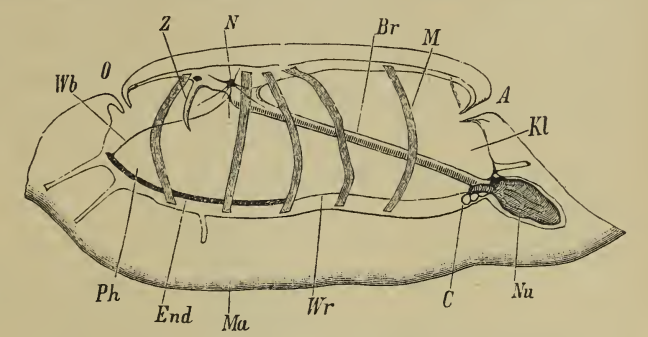


Fig. 821. *Salpa (Thalia) democratica*, Seitenansicht. 6/1
O Mund, *Ph* Pharyngealraum, *Kl* Kloakenraum, *A* Kloakenöffnung, *Br* Kieme, *N* Ganglion, *Ma* Mantel, *M* Muskelbänder, *Z* Züngelchen, *Wb* Wimperbogen, *End* Endostyl, *Wr* Wimperrinne, *Nu* Eingeweidenucleus, *C* Herz.

Die Tunicaten sind Zwitter, oft jedoch mit verschiedenzeitiger Reife der beiderlei Genitalprodukte. Die Geschlechtsdrüsen münden durch besondere Gänge aus. Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung besteht fast allgemein die ungeschlechtliche durch Sprossung oder Teilung, welche häufig zur Entstehung von Stöcken führt.

Die Embryonalentwicklung der Ascidien zeigt große Übereinstimmung mit jener der Acranier und Vertebraten. Es ist eine Chorda dorsalis vorhanden, die dem schwanzartigen Hinterkörper angehört und später mit diesem rückgebildet wird; nur bei den *Copelaten* bleibt dieser Körperabschnitt erhalten. Eine Metamerie des Schwanzes, die man in der regelmäßigen Anordnung von Nervenwurzeln des Rückenmarkes zu finden suchte, ist nicht erweisbar. Die postembryonale Entwicklung ist bei den *Tethyodea* eine Metamorphose; bei den *Thaliacea* ist meist direkte Entwicklung verbunden mit Metagenese vorhanden.

Die Tunicaten sind durchwegs Meerestiere. Die glashellen Pyrosomen und Salpen leuchten mit prachtvollem Lichte.

I. Klasse. **Copelata (Appendiculariae).**[1]

Freischwimmende Tunicaten mit Ruderschwanz und persistierender Chorda dorsalis, ohne Kloakenraum.

[1]) C. Gegenbaur, Bemerkungen über die Appendicularien. Zeitschr. f. wiss. Zool. VII. 1855. H. Fol, Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. XXI. 1872. H. Lohmann, Das Gehäuse der

In ihrer Organisation zeigen die Copelata große Übereinstimmung mit den Ascidienlarven. An ihrem Körper (Fig. 822) ist ein tönnchenförmiger Vorderkörper und ein seitlich abgeplatteter Ruderschwanz zu unterscheiden; letzterer entspringt an der Ventralseite des Vorderkörpers und zeigt eine Achsendrehung um 90° in der Weise, daß die Dorsalseite nach links gerichtet erscheint. Die am Vorderende des Körpers gelegene Mundöffnung führt in einen geräumigen Pharyngealsack, der von zwei Kiemenspalten (Spiracula) durchbrochen ist, welche direkt nach außen münden. Am hinteren Ende des Pharyngealsackes beginnt der verdauende Teil des Darmes, der ventral gleichfalls direkt nach außen mündet, da ein Kloakenraum fehlt. Im Pharyngealsack finden sich Endostyl sowie Flimmerrinne: am Vorderende des Endostyls beginnt der an der Dorsalwand des Pharynx

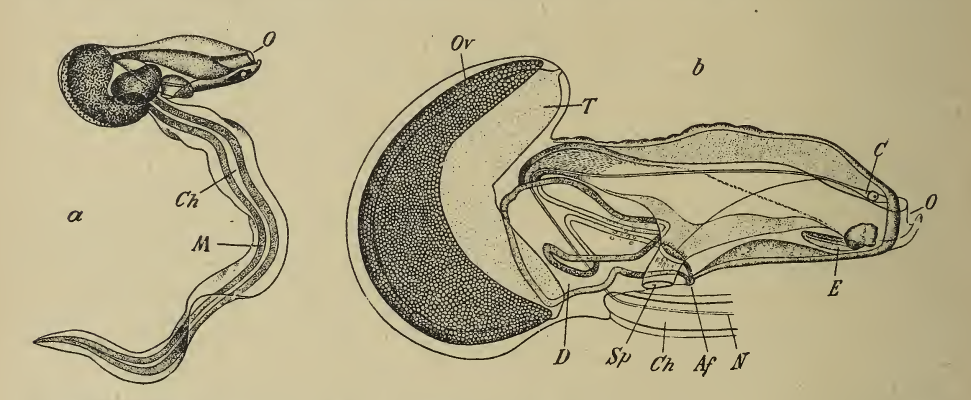


Fig. 822. *a Folia aethiopica* (nach Lohmann, aus R. Hertwigs Zool.). — *b* Rumpf mit Schwanzbasis von *Oikopleura cophocerca*, Seitenansicht (nach Fol). 25/1

Af After, *C* Gehirnganglion mit Statocyste, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *E* Endostyl, *M* Schwanzmuskulatur, *N* Nervenstrang des Schwanzes, *O* Mund, *Ov* Ovarium, *Sp* rechte Kiemenspalte, *T* Hoden.

zum Oesophagus verlaufende Flimmerbogen. Das Herz ist eine flache muskulöse Rinne, welche die Dorsalwand des Pericards bildet und deren Lumen mit der primären Leibeshöhle in offener Verbindung steht. Nach Salensky kommuniziert die Pericardialblase bei *Oikopleura vanhoeffeni* noch mit dem Pharyngealsack. Bei *Kowalevskia* wird ein Herz vermißt. Ovarium und Hoden liegen im hinteren Abschnitte des Vorderkörpers; das Ovarium entleert durch Dehiscenz seine Produkte, der Hoden mittels eines Vas deferens, das wahrscheinlich erst zur Zeit der männlichen Geschlechts-

---

Appendicularien. Schrift. naturw. Ver. Schleswig-Holstein. XI. Kiel 1899. Die Appendicularien. Ergebn. Plankton-Exp. II. 1896. O. Seeliger, Einige Bemerkungen über den Bau des Ruderschwanzes der Appendicularien. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVII. 1900. W. Salensky, Études anatomiques sur les Appendiculaires. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. 1903—1904. I. E. W. Ihle, Die Appendicularien der Siboga-Expedition. Leyden 1908. H. C. Delsman, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Oikopleura dioica. Verh. Rijksinst. Onderzoek. d. zee. III. 1910. Vgl. überdies die Arbeiten von Goldschmidt, Damas, Martini u. a.

reife nach außen durchbricht. *Oikopleura dioica* ist getrenntgeschlechtlich. Das langgestreckte, in drei Partien eingeschnürte Gehirnganglion steht mit einer Wimpergrube und Statolithenblase in Verbindung und verlängert sich in einen ansehnlichen Nervenstrang, welcher in den Schwanz eintritt, an dessen Basis in ein Ganglion anschwillt und im weiteren Verlaufe unter Abgabe von Seitennerven mehrere kleinere Ganglien bildet. In dem Ruderschwanz liegt ventral vom Nervenstrang die Chorda dorsalis, welche die ganze Länge des Schwanzes durchsetzt und der seitlich die Schwanzmuskulatur anliegt.

Die Copelaten bilden ein gallertiges Gehäuse, das ihnen meist zum Schutze, in erster Linie zu leichterem Nahrungserwerb dient. Es wird verlassen und dann neugebildet. Morphologisch entspricht diese temporäre Cuticularbildung dem Mantel der übrigen Tunicaten.

Die ausschlüpfende Larve ist von einer Gallerthülle umgeben und noch mund- und afterlos.

Die Copelaten sind kleine pelagische Tiere, die sich mittels ihres Schwanzanhanges bewegen.

Fam. *Appendiculariidae.* Pharyngealsack wohl entwickelt. Herz vorhanden. *Oikopleura longicauda* Vogt. Weit verbreitet. *O. cophocerca* Gegnb. Mittelmeer, Atl. u. Ind. Oz. (Fig. 822 *b*). *O. dioica* Fol, getrenntgeschlechtlich. Weit verbreitet. *O. vanhoeffeni* Lohm. Nordatl. *Appendicularia sicula* Fol. Atl. Oz., Mittelmeer. *Megalocercus abyssorum* Chun. Mittelmeer. *Bathochordaeus charon* Chun. 8 cm lang. Benguelastrom. *Folia aethiopica* Lohm. Atl. Oz. (Fig. 822 *a*). *Fritillaria pellucida* W. Busch. Weit verbreitet.

Fam. *Kowalevskiidae.* Flimmerbogen, Endostyl und Herz fehlen. Im Pharyngealsack Reihen von Wimperzapfen. *Kowalevskia tenuis* Fol. Messina.

II. Klasse. **Tethyodea (Ascidiacea), Seescheiden.**[1])

In der Regel festsitzende Tunicaten von sackförmiger Gestalt, mit Kloakenraum, dessen Ausmündung meist in der Nähe des Mundes gelegen ist, mit weitem Pharyngealsack.

---

[1]) J. C. Savigny, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. II. Paris 1816. Milne Edwards, Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. Mém. Acad. Paris. XVIII. 1842. P. J. van Beneden, Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mém. Acad. Belg. XX. 1846. A. Giard, Recherches sur les Synascidies. Arch. Zool. expér. I. 1872. C. Heller, Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen Meeres. Denkschr. Akad. Wien. 1874—1877. H. de Lacaze-Duthiers, Les Ascidies simples des côtes de France. Arch. Zool. expér. III, VI. 1874, 1877. R. v. Drasche, Die Synascidien der Bucht von Rovigno. Wien 1883. E. van Beneden et Ch. Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. Biol. VI. 1887. W. A. Herdman, Report on the Tunicata. Challenger Rep. 3 parts. 1882—1888. A. Kowalevski, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. mikr. Anat. VII. 1871. Über die Knospung der Ascidien. Ebenda. X. 1874. C. Kupffer, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Ebenda. VIII. 1872. O. Seeliger, Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XVIII. 1885. M. v. Davidoff.

Der Körper der Ascidien ist meist festgewachsen, seltener nur lose im Sande steckend, besitzt schlauch- oder sackförmige Gestalt (Fig. 820) und ist zuweilen gestielt. An seinem freien Ende sind zwei große Öffnungen zu unterscheiden, die Mundöffnung und die Ausmündung des Kloakenraumes, der hier überall entwickelt ist. Kloakenöffnung und Mundöffnung sind einander dorsal stark genähert; seltener liegen beide an den entgegengesetzten Körperenden *(Pyrosoma, Botryllus).* Der Mantel ist meist dick, zuweilen gelatinös, oft knorpelig oder lederartig, und enthält mitunter Kalkspicula. In manchen Fällen finden sich an der Manteloberfläche hornige Platten oder Stacheln, zuweilen (z. B. *Molgulidae*) ist der Mantel mit Fremdkörpern bedeckt. Er wird bei zahlreichen Tethyodeen von blutführenden Hautausstülpungen (sog. Mantelgefäßen) durchsetzt. Mundöffnung und Kloakenöffnung können durch randständige Läppchen sowie Ringmuskeln verschlossen werden. Längsverlaufende und transversale Muskeln dienen der Kontraktion des ganzen Leibes.

Die Mundöffnung führt in einen von zahlreichen Spalten durchbrochenen geräumigen Pharyngealsack (Kiemensack), dessen Eingang von einem Kreise einfacher Tentakel umstellt ist (Fig. 820). An der Dorsalseite des Kiemensackes liegt der Kloakenraum, der nicht nur das durch die Kiemenspalten abfließende Wasser, sondern auch die Kotballen und Geschlechtsstoffe aufnimmt. Der Kloakenraum setzt sich im Umkreise des Kiemensackes bis zur Ventralseite hin in seitlichen Räumen, den Peribranchialräumen, fort, an deren Außenwand der Kiemensack durch blutführende Trabekeln befestigt ist. Bei vielen Formen *(Halocynthia, Styela)* entwickeln sich an der äußeren Peribranchialwand eigentümliche Wucherungen, die sog. Parietalbläschen oder Endocarpen. Der Darmkanal samt den übrigen Eingeweiden entfaltet sich entweder, wie bei den solitären Ascidien, mehr zur Seite des Kiemensackes oder, wie bei den langgestreckten Formen der stockbildenden Ascidien, hinter demselben und bedingt dann nicht selten eine Gliederung des Körpers in zwei oder drei Abschnitte, die als Thorax, Abdomen und Postabdomen unterschieden werden. Die be-

---

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva. Mitth. Zool. Stat. Neapel. IX. 1889—1891. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. Ebenda. XI. 1894. H. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage, Faune de Cynthiadées de Roscoff et des côtes de Bretagne. Mém. Acad. France. XLV. 1892. W. E. Castle, The early Embryology of Ciona intestinalis. Bull. Mus. Zool. Harvard Coll. XXVII. 1896. Ch. Julin, Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXVI. 1904. E. G. Conklin, The Organisation and Cell-Lineage of the Ascidian-Egg. Journ. Acad. nat. sc. Phliadelphia. XIII. 1905. A. Pizon, L'évolution des Diplosomes. Arch. Zool. expér. 1905. Ph. Heinemann, Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms und den Bau des Ruderschwanzes bei den Ascidienlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIX. 1905. R. Hartmeyer, Zur Terminologie der Familien und Gattungen der Ascidien. Zool. Ann. III. 1908. Vgl. überdies die Schriften von Krohn, Metschnikoff, Oka, Della Valle, Chabry, Willey, Lahille, Maurice, Damas, Sluiter, Garstang, Caullery, Kuhn u. a.

sondere Gestaltung des Kiemensackes bietet zahlreiche Modifikationen. Der Kiemensack zeigt häufig sekundäre Vorsprünge in Form von Faltungen seiner Innenwand (sog. innere Längs- und Quergefäße) und papillenförmige Erhebungen, zuweilen nach innen vorspringende, bestimmt angeordnete Falten seiner gesamten Wand, Bildungen, die in der Systematik Verwertung finden. Desgleichen wechselt die Form der meist in Querreihen angeordneten Kiemenspalten, welche rundlich, elliptisch, rechteckig, selbst spiralig gewunden sein können. Bei *Hexacrobylus* ist der Kiemensack glatt, nur mäßig weit und entbehrt der Kiemenspalten. Im Kiemensack finden sich ventral der Endostyl mit Bauchrinne sowie am Eingange die beiden Wimperbogen, an welche sich an der Dorsalseite die mediane bewimperte, zuweilen mit tentakelartigen Erhebungen besetzte sog. Dorsalfalte anschließt.



Fig. 823. *Botryllus schlosseri (violaceus)* (nach M. Edwards). ca. 6/1
O Mundöffnung, *A* gemeinsame Kloakenöffuung einer Individuengruppe (Systems).

Der bewimperte Oesophagus bleibt kurz, trichterförmig und führt in einen Magen, dessen Wandung durch faltenartige Vorsprünge Komplikationen gewinnt, die zuweilen zur Ausbildung als Leber bezeichneter Anhangsdrüsen führen *(Molgulidae, Pyuridae)*. Hinter dem Magen mündet eine den Darm umspinnende, verästelte Drüse (Hepatopankreas) ein. Der auf den Magen folgende Dünndarm bildet meist eine Schlinge, bevor er nach dem Kloakenraum aufsteigt, in den er mittels eines kurzen Enddarmes mündet.

Vom ventralen Hinterende des Kiemensackes entsteht bei den knospenbildenden Ascidien (*Styelidae* u. *Botryllidae* ausgenommen) eine an ihrem Ursprunge paarige, nach hinten zu einer unpaaren sich vereinigende Ausstülpung des Entodermepithels, das sog. Epicard (Fig. 221), welches den entodermalen Teil der Knospenanlage bildet. Ein homologes Gebilde findet sich bei der solitären *Ciona intestinalis* in Gestalt zweier umfangreicher Säcke (Periviseeralhöhlen), die sich um die Eingeweide, einem Peritoneum ähnlich, ausbreiten.

Als Nieren (Speichernieren) deutet man geschlossene in der Nachbarschaft des Darmes gelegene Bläschen, welche Konkremente enthalten (Fig. 160). Sie sind bei solitären Ascidien gefunden und meist in größerer Zahl vorhanden; seltener *(Molgulidae)* ist ein einziger großer Sack ausgebildet. In anderen Fällen wird diese Niere durch isolierte Zellen repräsentiert.

Das Herz liegt in einem Pericardium eingeschlossen an der Bauchseite hinter dem Kiemendarm, zuweilen weit nach dem hinteren Körperende verschoben. Es ist entweder eine offene Rinne (viele *Molgulidae*) oder schlauchförmig. Sein Lumen mündet in ein reiches Lakunensystem der primären Leibeshöhle (sog. Gefäßsystem).

Das Nervensystem beschränkt sich auf ein längliches, an der Rückenseite des Kiemendarmes gelegenes Ganglion, von welchem vorn, seitlich und hinten Nerven abgehen. Ein hinterer stärkerer Ganglienzellstrang (Rest des zum Rückenmarksrohre des Larvenschwanzes führenden Verbindungsstückes) erstreckt sich oft bis in die Gegend der Eingeweide und weist dort ein Intestinalganglion auf.

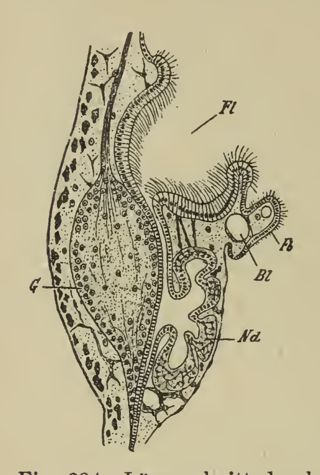


Fig. 824. Längsschnitt durch die Region des Ganglions *(G)* von *Clavelina lepadiformis* (nach Seeliger).
Fl Flimmergrube, *Nd* Nenraldrüse, *Fb* Flimmerbogen, *Bl* Blutlakunen.

Von Sinnesorganen sind zum Tasten dienende Fortsätze des Integumentes (Läppchenbesatz der Körperöffnungen und Tentakeln) sowie peripherische, in Epithelzellen endigende Nerven am meisten verbreitet. Als *Geruchs-* oder *Geschmacksorgan* deutet man die sog. Flimmergrube, eine mit Wimperzellen bekleidete, vor dem Ganglion gelegene, in den Pharynx mündende Grube (Fig. 824). Julin und E. van Beneden betrachten dieselbe im Zusammenhange mit einer an dem Ganglion gelegenen Drüse *(Neuraldrüse)* als Äquivalent der Hypophysis cerebri der Vertebraten. Als *Augen* deutet man Pigmentflecke, welche an den Lippen der großen Körperöffnungen bei solitären und stockbildenden Ascidien auftreten. Einen komplizierteren Bau zeigt das dem Ganglion anliegende und aus einem Abschnitt des Nervenrohres entstandene Auge der *Pyrosomen.*

Beiderlei Geschlechtsorgane sind in demselben Tiere vereint und liegen in der Regel dicht nebeneinander. Sie sind unpaar oder paarig, zuweilen in eine große Zahl kleiner Gonaden getrennt *(Styela, Polycarpa)* und haben die Form verästelter oder gelappter Schläuche, deren Ausführungsgänge in die Kloake führen (Fig. 820). Die Eier gelangen entweder durch die Kloake in das Wasser und werden in diesem Falle mittels der schaumigen, zu Papillen sich erhebenden Zellen des sie umschließenden Follikels schwebend erhalten (Fig. 175); oder sie durchlaufen die Embryonalentwicklung in dem Kloakenraum (zuweilen einem besonderen Brutsack desselben).

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung findet sich häufig die Vermehrung durch Querteilung oder Knospung, zufolge welcher es zur Bildung von (oft lebhaft gefärbten) Stöckchen kommt. Manche stockbildende

Ascidien, wie *Perophora, Clavelina* erzeugen Stolonen, von denen aus sich neue Individuen entwickeln (vgl. S. 237, Fig. 221). Sonst fließen die Mantelbildungen der Einzeltiere zu einer gemeinsamen Mantelmasse zusammen, in

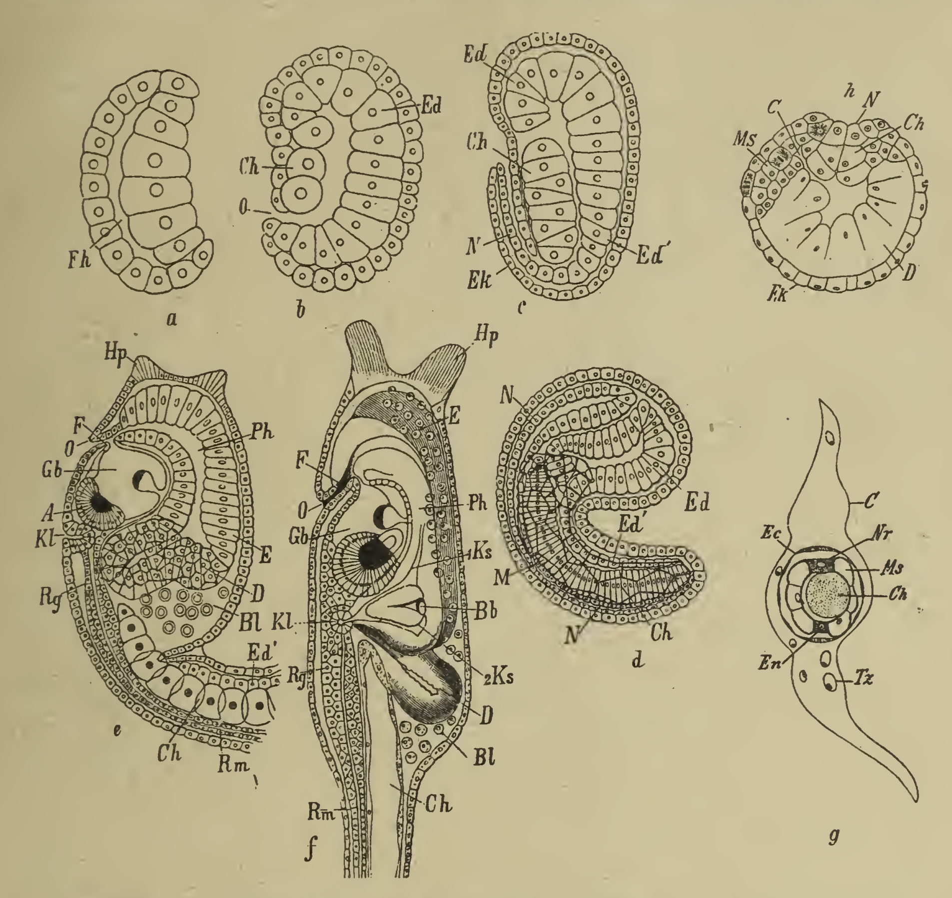


Fig. 825. *a–f* Entwicklung von *Phallusia mammillata* (nach A. Kowalevski).

a Keimblase in der Einstülpung begriffen. *Fh* Blastocoel. — *b* Gastrula. *O* Einstülpungsöffnung, *Ed* Entoderm, *Ch* Chordaanlage. — *c* Späteres Stadium. *Ek* Ectoderm, *N* Anlage des Nervenrohres. — *d* Stadium mit Rumpf und Schwanz. *Ed'* Schwanzentoderm, *M* Muskelzellen im Schwanz. — *e* Weiteres Stadium (vordere Körperhälfte). *Rg* Rumpfganglion, *Rm* seine Verlängerung in den Schwanz, *Gb* Sinnesblase, *F* Öffnung derselben, *A* Auge, *O* Mundeinstülpung, *Ph* Pharyngealsack, *E* Endostyl, *D* Darmanlage, *Kl* Atrialöffnung (Kloakenanlage), *Bl* Blutkörperchen, *Hp* Haftpapillen. — *f* Vorderer Körperabschnitt einer freischwimmenden Larve. $_1Ks$ $_2Ks$ Kiemenspalten, *Bb* Blutsinus in der ersten Kiemenleiste.

g Querschnitt durch den Schwanz der Larve von *Clavelina lepadiformis* (nach Seeliger).

C Cellulosemantel, *Tz* Zellen desselben, *Ec* Ectodermepithel, *Nr* Nervenrohr, *Ch* Chorda, *Ms* Muskulatur, *En* Entoderm.

h Querschnitt durch einen Embryo von *Clavelina rissoana* (nach E. v. Beneden u. Julin).

C Coelom, *Ch* Chordaanlage, *D* Darmanlage, *Ek* Ectoderm, *Ms* Mesoderm, *N* Anlage des Nervensystems.

welcher die Einzeltiere bei zahlreichen Formen zu regelmäßigen Gruppen (sog. Systemen) meist um gemeinsame Kloakenräume angeordnet sind (Fig. 823), in welche die Kloakenöffnungen der Einzeltiere münden. Die

gemeinsamen Kloakenräume sind grubenförmige Vertiefungen der Mantelmasse. Der Stock von *Pyrosoma* ist freischwimmend.

Die Entwicklung (Fig. 825) beginnt mit einer nahezu äqualen Furchung, welche sich durch auffallende Symmetrie auszeichnet und zur Bildung einer Blastula führt. Diese gestaltet sich durch einen zwischen Einstülpung und Umwachsung die Mitte haltenden Vorgang zur Gasrula. Indem sich der anfangs weite Gastrulamund von vorn nach hinten an der Dorsalseite mehr und mehr verengt, wird er zu einer kleinen, am hinteren Körperende gelegenen Öffnung, vor welcher längs der abgeplatteten Dorsalseite eine flache mediane Rinne an der ectodermalen Zellenlage auftritt. Die Ränder dieser Rückenrinne, in deren Hinterende die Einstülpungsöffnung liegt, treten faltenartig hervor, umwachsen den engen Gastrulamund und schließen sich, von hinten nach vorn vorwachsend, zu einem vorn offenen Rohre, welches sich vom Ectoderm ablöst und zur Anlage des Zentralnervensystems wird. Der Neuroporus schließt sich später. Zur Zeit der Entwicklung des Medullarrohres bildet der noch offene Gastrulamundrest eine Verbindung (Canalis neurentericus) zwischen dem Zentralkanal des ersteren und der Darmhöhle. Die vordere Hälfte des Entodermsackes liefert den Kiemensack nebst Darmkanal, die hintere Hälfte aus ihren dorsalen Zellen die Anlage der Chorda, aus den seitlichen Teilen die Anlage des die Muskulatur und die Blutkörperchen liefernden Mesoderms sowie endlich einen ventralen Zellenstrang unterhalb der Chorda (rudimentärer Schwanzdarm) (Fig. 825 *h*).

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wächst der Hinterkörper des Embryos mit Chordaanlage (die *Molgulidae* ausgenommen) zu einem Schwanz aus, dessen Achse von der nunmehr einfachen Zellreihe der Chorda eingenommen wird; seitlich liegen die zu Muskeln sich entwickelnden Mesodermzellen, während dorsal die Verlängerung des Nervenrohres, ventral zwei Reihen Entodermzellen (Schwanzdarm) liegen (Fig. 825 *g*). Der hervorgewachsene Schwanz biegt sich ventralwärts ein und schlägt sich gegen den Körper um. Mit der weiteren Entwicklung beginnt das Ectoderm am Vorderende drei Papillen hervorzutreiben, die späteren Haftpapillen (Fig. 825 *f*). Die Anlage des Nervensystems wird in ihrem vorderen Abschnitte zu einer Sinnesblase, in welcher ein Auge und ein statisches Organ zur Anlage kommen; der hintere Abschnitt wird zum Schwanzteile des Rückenmarkes, an dessen Übergang zur Sinnesblase ein als Rumpfganglion bezeichnetes Mittelstück sich findet. Die Sinnesblase tritt sekundär mit dem vorderen Teil der Pharynxanlage in Verbindung; das Verbindungsrohr ist die Anlage der Flimmergrube. Der Pharyngealsack wächst nunmehr an seinem hinteren Ende in die blindsackförmige Anlage des Darmkanals aus. Mund und Kloakenöffnung werden dadurch gebildet, daß am vorderen Körperende und an zwei dorsalen Stellen der Haut trichterförmige Gruben entstehen; letztere vereinigen sich zur Kloake und

ihre Durchbrechungen in den Pharyngealsack werden zu den ersten Kiemenspalten.

Nun durchbricht der Embryo, auf dessen Haut der Mantel abgeschieden wird, die Eihaut und tritt in das Stadium der frei umherschwärmenden Larve ein, welche durch den Besitz eines Ruderschwanzes ausgezeichnet ist. Nach kurzer Zeit des Umherschwärmens setzt sich die Larve mittels der Haftpapillen fest und erfährt eine rückschreitende Metamorphose, bei welcher die ganze Schwanzregion, aber auch die Sinnesblase eine volle Rückbildung erfahren. Der Körper der ausgebildeten Ascidie entspricht somit bloß dem Vorderkörper der Larve. Die Organe der Larve machen nach erfolgter Festsetzung eine Drehung, so daß die früher der Befestigungsstelle zugekehrte Mundöffnung ersterer gegenüber zu liegen kommt.

Bei der Knospung der stockbildenden Ascidien sind zwei Fälle zu unterscheiden: eine typische Knospung, die auch als stoloniale im allgemeinen bezeichnet werden kann, bei der das Innenblatt der Knospenanlage vom Entoderm (Epikard) aus angelegt wird (Fig. 221), und eine atypische (sog. palleale) Knospung, die bei den *Botryllidae* und *Styelidae* vorkommt und dadurch ausgezeichnet ist, daß das innere Knospenblatt vom ektodermalen Peribranchialepithel aus entsteht. Letztere ist wohl selbständig innerhalb dieser Formengruppe entstanden.

Unter den stockbildenden Ascidien, so bei *Distaplia, Diplosoma,* können bereits die geschwänzten Larven Knospen bilden; sonst beginnt die Knospung erst nach der Festsetzung. Das aus dem Ei hervorgegangene Individuum bildet sich nach Bildung der Knospen zurück, die Geschlechtsreife entwickelt sich zuweilen erst in einer späteren Knospengeneration. So z. B. erzeugt bei der durch sternförmige Gruppierung der Individuen um gemeinsame Kloaken ausgezeichneten Gattung *Botryllus* die aus dem Ei hervorgegangene junge Form (Oozooid) nach der Festsetzung eine Knospe (Blastozoid) und geht noch vor der völligen Reife des Tochterindividuums geschlechtslos zugrunde. Auch dieses weicht bald zweien durch Knospung erzeugten Individuen einer zweiten Generation, deren vier Sprößlinge sich kreisförmig gruppieren und nach dem Untergang der Erzeuger das erste System mit gemeinsamer Kloake bilden. In analoger Weise entstehen nun Sprößlinge, welche die ältere Generation zum Absterben bringen; die neu entstandenen Systeme sind aber ebenso vergänglich und machen wieder neuen Platz, so daß mit dem Wachstum des Stockes ein fortwährender Ersatz der älteren Generationen durch jüngere stattfindet. Erst die späteren Generationen werden geschlechtsreif, und zwar geht die weibliche Reife der männlichen voraus.

In der systematischen Gruppierung der sedentären Ascidien ist Lahille, Seeliger und Hartmeyer gefolgt.

1. Ordnung. **Aplousobranchiata (Krikobranchia).**

Stockbildende Ascidien. Kiemensack einfach, stets ohne innere Längsgefäße. Körper der Einzeltiere mehr oder minder in zwei oder drei Abschnitte (Thorax, Abdomen, Postabdomen) gegliedert.

Fam. *Polycitoridae.* Stöcke entweder aus nur durch basale Stolonen verbundenen Einzeltieren bestehend oder massig, polsterförmig, nicht selten keulenförmig oder langgestielt. Gemeinsame Kloakenöffnungen und Systeme bald vorhanden, bald fehlend. Einzeltiere in Thorax und Abdomen gegliedert, in der Regel noch ein postabdominaler Ectodermfortsatz vorhanden. Mantel meist gelatinös. *Archiascidia neapolitana* Julin. Stockbildung nicht sicher beobachtet. Neapel. *Clavelina lepadiformis* Müll. Einzeltiere durch Stolonen verbunden oder ganz gesondert. Europ. Meere (Fig. 820). *Polycitor (Distoma) crystallinus* Ren. Atl. Oz., Mittelmeer. *Distaplia magnilarva* d. Valle Mittelmeer. *Sycozoa sigillinoides* Less. Kolonie aus einem Kopf und langen dünnen Stiel bestehend. Südl. gemäßigte Meere.

Fam. *Didemnidae.* Stöcke gewöhnlich dünn und krustenförmig, seltener dick und polsterförmig. Systeme und gemeinsame Kloakenöffnungen stets vorhanden. Einzeltiere klein, in Thorax und Abdomen gegliedert. Mantel in der Regel Kalkspicula enthaltend. *Trididemnun cereum* Giard. Mit drei Reihen Kiemenspalten. Nordwesteurop. Meere. *Didemnum candidum* Sav. Mantel hart infolge zahlreicher Kalkspicula. Golf von Suez. *Diplosoma (Leptoclinum) gelatinosum* M.-E. Mantel ohne Kalkspicula. Nordwesteurop. Meere.

Fam. *Synoicidae (Polyclinidae).* Stöcke meist keulenförmig oder halbkugelig, zuweilen gelappt oder krustenförmig. Einzeltiere zumeist in Systemen geordnet, ihr Körper in drei Abschnitte gegliedert. Stock bisweilen in die einzelnen Systeme oder Einzeltiere gespalten. Mantel weich bis knorpelig hart, häufig mit Sand und Fremdkörpern inkrustiert. *Polyclinum saturnium* Sav. Golf von Suez. *Amaroucium proliferum* M.-E. Europ. Meere. *Synoicum turgens* Phipps. Systeme des Stockes zylindrisch, nur an der Basis miteinander verbunden, sonst getrennt. Arkt. Meere.

2. Ordnung. **Phlebobranchiata (Diktyobranchia).**

In der Regel solitäre Ascidien, ohne Gliederung des Körpers in Thorax und Abdomen. Kiemensack stets mit inneren Längsgefäßen oder Rudimenten derselben, aber niemals mit echten Faltenbildungen.

Fam. *Rhodosomatidae (Corellidae).* Körper sehr verschieden geformt, rundlich oder längsgestreckt, häufig deutlich gestielt, seitlich oder hinten festgeheftet. Mantel gelatinös oder knorpelig, zuweilen mit hornigen Platten. Kiemenspalten in der Regel in Spiralen angeordnet. *Rhodosoma verecundum* Ehrbg. Mantel in einem Teile zu einer einer zweiklappigen Muschelschale ähnlichen Klappe umgebildet. Rot. Meer. *Chelyosoma macleayanum* Brod. et Sow. Körper in der Richtung der Hauptachse schildförmig flachgedrückt. Mantel mit umfangreichen hornigen Platten auf der freien Oberfläche. Arktisch. *Corella parallelogramma* Müll. Mittelmeer. Nordwesteurop. Meere.

Fam. *Hypobythiidae.* Körper in einen becherförmigen Vorderleib und stielförmigen Hinterleib mit terminaler Festheftungsscheibe gegliedert. Tiefseebewohner. *Hypobythius calycodes* Mos. Mantel mit zahlreichen plattenartigen Verdickungen. Nordpazif. Oz.

Fam. *Ascidiidae (Phallusiidae).* Körper variabel geformt, gewöhnlich mit dem Hinterende befestigt, meist rundlich, selten gestielt. Mantel gelatinös oder knorpelig. *Phallusia mammillata* Cuv. *Ascidia mentula* Müll. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Perophoridae.* Stockbildend, Einzeltiere frei, nur durch feine Stolonen oder an der Basis verbunden. Mantel dünn. Kiemendarm sehr groß. *Perophora listeri* Forb. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Cionidae.* Körper mehr oder minder zylindrisch, am Hinterende festgeheftet. Mantel gelatinös und mäßig dick. *Ciona intestinalis* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Diazonidae.* Meist stockbildend. Körper in Thorax und Abdomen gegliedert. Mantel meist knorpelig hart. *Diazona violacea* Sav. Stock massig. Einzeltiere mit den oberen Enden (Thorax) frei, hintere Leibesabschnitte in einem gemeinsamen Mantel. Mantel mit Pigmentzellen. Mittelmeer.

3. Ordnung. **Stolidobranchiata (Ptychobranchia).**

Teils solitäre, teils stockbildende Ascidien. Kiemenwand meist sehr regelmäßig längsgefaltet.

Fam. *Molgulidae.* Körperform vorherrschend rundlich, seltener gestielt. Körper gewöhnlich nur lose im Sande steckend. Mantel gewöhnlich dünn, doch auch knorpelig, häufig mit haarförmigen Fortsätzen und Fremdkörperbelag. Mundtentakel zusammengesetzt. Kiemensack hoch entwickelt, meist mit jederseits 5 bis 7 Längsfalten. Kiemenspalten spiralig angeordnet. Genitaldrüsen zuweilen paarig. *Molgula (Caesira) ampulloides* Bened. Nordwesteurop. Meere. *Eugyra adriatica* Drasche. Adria. *Hexacrobylus psammatodes* Sluit. Kiemensack reduziert, Kiemenspalten fehlen. Tiefsee. Niederl.-Ostind. Archip.

Fam. *Pyuridae (Cynthiidae).* Körper rundlich, manchmal langgestielt, fast stets festsitzend. Oberfläche meist ohne Fremdkörper. Mantel meist lederartig, zäh. Mundtentakel zusammengesetzt. Kiemensack mit 6—7 (selten 4—15) Falten jederseits. Kiemenspalten nicht spiralig gruppiert. Genitalorgane beiderseits oft in mehrfacher Zahl. *Pyura savignyi* Phil. Nordwesteurop. Meere, Mittelmeer. *P. chilensis* Mol. Chile. *Halocynthia (Cynthia) papillosa* Gunn. Mittelmeer. *Boltenia ovifera* L. Körper langgestielt. Nord. Meere. *Microcosmus sulcatus* Coqueb. Mittelmeer.

Fam. *Styelidae.* Solitär oder stockbildend. Kiemensack niemals mit mehr als vier wohlausgebildeten Falten jederseits. Kiemenspalten niemals spiralig. Genitalorgane in Bau, Zahl und Anordnung variabel. *Styela canopus* Sav. Rot. Meer. *S. plicata* Lsr. Weit verbreitet. *Dendrodoa (Styelopsis) grossularia* Bened. Nordsee und Ostsee. *Polycarpa pomaria* Sav. (*singularis* Gun.). Mit zahlreichen Genitalorganen. Atl. Oz., Mittelmeer. *Polyzoa opuntia* Less. Stockbildend. Magelhaes-Straße.

Fam. *Botryllidae.* Stockbildende Ascidien, Stöcke dünn und krustenförmig oder fleischig und knollenförmig. Einzeltiere nicht in Thorax und Abdomen gegliedert, in kreisförmigen, elliptischen oder mäanderartigen Systemen angeordnet. Mantel umfangreich, von Gefäßen mit Ampullen reich durchsetzt. Kiemendarm ohne innere Längsfalten. Genitalorgane meist paarig. *Botryllus schlosseri* Pall. (*violaceus* M.-E.). Atl. Oz., Mittelmeer (Fig. 823). *B. renieri* Lm. Mittelmeer. *B. ruber* M.-E. St. Vaast.

Zu den Tethyodea ist wohl auch die zuweilen bei den Salpen im System eingeordnete Fam. *Octacnemidae* zu rechnen. Der Körper dieser Tunicaten ist polypenförmig, an der Oralseite in 8 tentakelförmige Fortsätze ausgezogen. Das Tier ist mittels eines aboralen Haftfortsatzes befestigt, vermag jedoch wahrscheinlich auch frei zu schwimmen. Der Mantel ist dünn, der Pharyngealsack besitzt zwei oder mehrere kleine Kiemenspalten. Bei einer Art ist Stockbildung beobachtet. Sind Tiefseebewohner. *Octacnemus bythius* Mos. Paz. Oz. *O. patagoniensis* Metc. Koloniebildend. Patagonien.

4. Ordnung. **Ascidiae salpaeformes (luciae).**[1])

Freischwimmende Ascidienstöcke. Mund- und Kloakenöffnung der Einzeltiere an den Körperenden einander gegenüberliegend.

Die Ascidiae salpaeformes sind freischwimmende pelagische Ascidienstöcke von der Form eines fingerhutähnlich ausgehöhlten Tannenzapfens (Fig. 826). Die Einzeltiere liegen senkrecht zur Oberfläche in einer gemeinsamen gallertig-knorpeligen Mantelmasse derart, daß die Mundöffnungen nach außen, die Kloakenöffnungen in den inneren gemeinsamen Kloakenraum gerichtet sind. Der Kiemensack ist weit und gegittert, wie bei den Ascidien. Darm und Genitalorgane liegen zusammengedrängt (Fig. 827 *a*). Das Ovarium bringt nur ein Ei zur Reife. Das

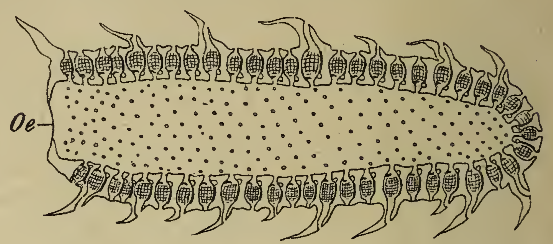


Fig. 826. *Pyrosoma*-Stock im Längsschnitt, etwas schematisiert (Original). ca. $^{1 \cdot 5}/_{1}$.
Oe Öffnung des gemeinsamen Kloakenraumes.

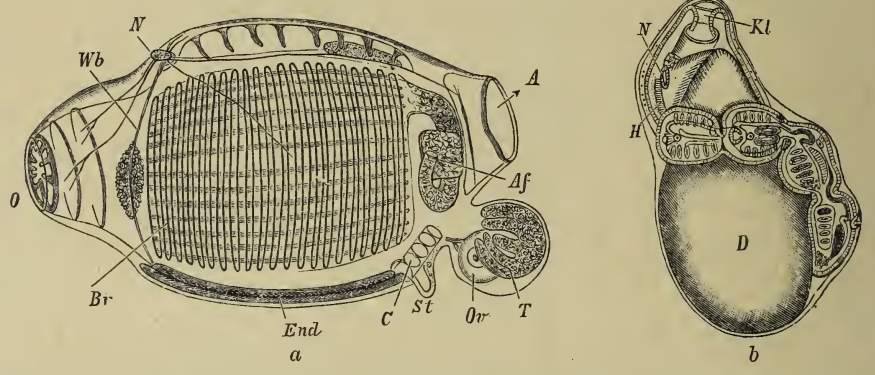


Fig. 827. *a* Ein Individuum von *Pyrosoma* (nach Keferstein und Ehlers). $^{30}/_{1}$
O Mund, *A* Kloakenöffnung, *Af* After, *Ov* Ovarium, *T* Hoden, *N* Ganglion, *Br* Kiemensack, *End* Endostyl, *Wb* Wimperbogen mit Leuchtorgan, *C* Herz, *St* Stolo prolifer.
b Cyathozooid von *Pyrosoma* (nach A. Kowalevski).
H Herz, *Kl* Kloake, *D* Dotter, im Umkreis die vier Ascidiozooids.

---

[1]) Th. Huxley, On the Anatomy and Development of Pyrosoma. Transact. Linn. Soc. 1860. W. Keferstein u. E. Ehlers, Zoologische Beiträge. Leipzig 1861. A. Kowalevski, Über die Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Arch. f. mikr. Anat. XI. 1875. L. Joliet, Études anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosoma giganteum. Paris 1888. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Zool. Jahrb. IV. u. V. 1891, 1892. O. Seeliger, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXIII. 1889. Die Pyrosomen der Plankton-Expedition. Kiel u. Leipzig 1895. Ch. Julin, Recherches sur le développement embryonnaire de Pyrosoma giganteum. Zool. Jahrb. Suppl. XV. 1912. G. Neumann, Die Pyrosomen der deutschen Tiefsee-Expedition. 1913.

Ganglion mit aufliegendem Auge. Durch dieses letztere sowie durch die Lage der beiden Atemöffnungen und der Eingeweide, durch die Art der Fortpflanzung und die freie Lokomotion nähern sich unsere Tiere den Thaliacea (Dolioliden). Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung findet sich auch Knospung mittels eines am Hinterende des Endostyls gelegenen Stolo.

Das dotterreiche Ei entwickelt sich im Eifollikel zu einem Embryo, welcher als verkümmertes ascidienähnliches Individuum *(Cyathozooid)* (Fig. 827 *b*), durch Sprossung mittels Stolo eine Gruppe von vier Individuen *(Ascidiozooiden)* erzeugt, selbst aber zugrunde geht. Die vier Ascidiozooiden bilden die erste Anlage der Kolonie.

Die Pyrosomen führen ihren Namen von dem prachtvollen Licht, das ihr Leib ausstrahlt. Nach Panceri sind es paarige, über der Mitte des Flimmerbogens gelegene mesodermale Zellengruppen, von denen die Lichterscheinung ausgeht.

Fam. *Pyrosomatidae,* Feuerwalzen. *Pyrosoma atlanticum* Pér. Über alle wärmeren Meere verbreitet. *P. spinosum* Herdm. Atl. u. Ind. Oz. Wird bis 4 m lang.

III. Klasse. **Thaliacea, Salpen.**[1])

Freischwimmende, glashelle Tunicaten von walzen- oder tonnenförmiger Körpergestalt, mit endständigen, einander gegenüberliegenden Mund- und Kloakenöffnung. Pharyngealsack mit zwei Reihen oder nur zwei Kiemenspalten. Eingeweide knäuelförmig zusammengedrängt. Mit Metagenese.

Der glashelle Körper der Salpen (Fig. 828) ist walzen- oder tonnenförmig und besitzt einen zarten oder dicken Mantel von gallertig-knorpeliger

---

[1]) Außer Huxley, Krohn, Kowalevski, Ussow, Metcalf, Traustedt, Heine, Apstein, Dober .u a. vgl. R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. II. Giessen 1854. Fr. Todaro, Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Atti. Accad. Lincei. Roma 1875. W. Salensky, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. Mitt. Zool. Stat. Neapel. IV. 1883. O. Seeliger, Die Knospung der Salpen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XIX. 1885. W. K. Brooks, The Genus Salpa. Mem. Biol. Labor. J. Hopkins Univ. Baltimore 1893. E. Göppert, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. Morph. Jahrb. XIX. 1893. A. Borgert, Die Thaliacea der Plankton-Expedition. C. Kiel u. Leipzig 1894. K. Heider, Beiträge zur Embryologie von Salpa fusiformis. Abh. Senckenb. naturf. Ges. 1895. C. Gegenbaur, Über den Entwicklungscyclus von Doliolum nebst Bemerkungen über die Larven dieser Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. VII. 1856. C. Grobben, Doliolum und sein Generationswechsel etc. Arb. zool. Inst. Wien. IV. 1882. B. Ulianin, Die Arten der Gattung Doliolum etc. Fauna und Flora Neapel. 1884. J. Barrois, Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. Journ. de l'Anat. Physiol. XXI. 1885. A. Korotneff, La Dolchinia mirabilis. Mitt. Zool. Stat. Neapel. X. 1891. G. Neumann, Doliolum. Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp. XII. 1906. R. Streiff, Über die Muskulatur der Salpen und ihre systematische Bedeutung. Zool. Jahrb. XXVII. 1908. J. E. W. Ihle, Desmomyaria. Tierr. 32. 1912. G. Neumann, Cyclomyaria et Pyrosomida. Tierr. 40. 1913.

Konsistenz. Der Mund liegt am vorderen, die Kloakenöffnung am hinteren Körperende, ersterem gegenüber, zuweilen etwas der Dorsalseite genähert (Fig. 821). Die Mundöffnung erweist sich als breite, von Lippen begrenzte Querspalte oder rundliche, mit Läppchen besetzte, von Muskeln umsäumte Öffnung. Sie führt in den großen Pharyngealsack, dessen hintere, an den großen Kloakenraum grenzende Wand bei *Doliolum* von zwei seitlichen Reihen von Spalten durchbrochen wird; bei *Salpa* ist jederseits bloß eine große Kiemenspalte vorhanden, so daß die Kiemenwand auf ein medianes Band reduziert ist, das schräg von der Rückenfläche unterhalb des Gehirnganglions nach hinten und ventral zur Ösophagusöffnung verläuft. Im Pharyngealraum verlaufen die beiden Flimmerbögen, welche den Eingang der Atemhöhle umgrenzen und sich an der Ventralseite in den Endostyl fortsetzen, von dem eine Flimmerrinne zum Oesophagus führt. Am Eingange des Pharyngealraumes findet sich dorsal ein tentakelartiger Fortsatz (sog. Züngelchen).

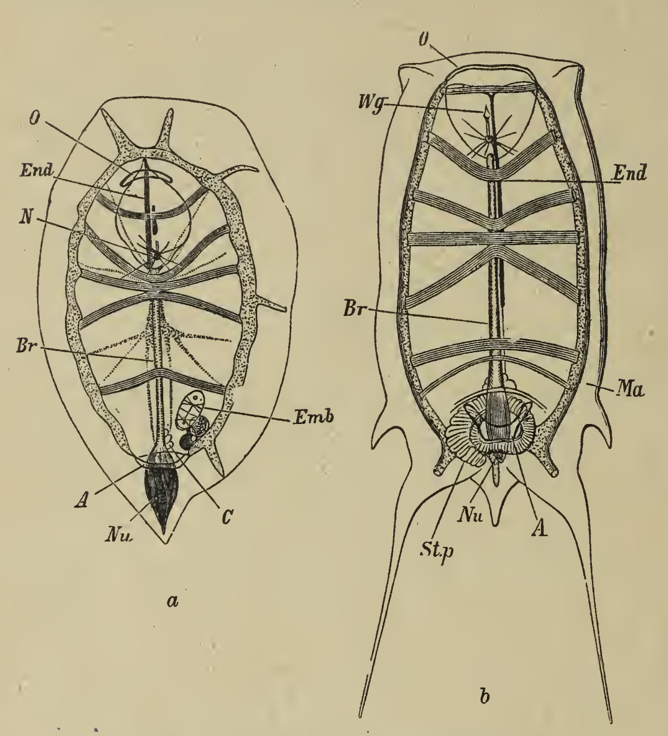


Fig. 828. *Salpa (Thalia) democratica.* $^5/_1$
a Geschlechtstier, *b* Ammengeneration. *O* Mund, *A* Kloakenöffnung, N Ganglion, *Br* Kieme, *End* Endostyl, *Wg* Flimmergrube, *Ma* Mantel, *Nu* Eingeweidenucleus, *C* Herz, *Emb* Embryo, *Stp* Stolo prolifer.

Der Nahrungskanal liegt, zu einem lebhaft gefärbten Knäuel (Nucleus) verpackt, an der unteren und hinteren Seite des Körpers, mit den übrigen Eingeweiden, dem Herzen und den Geschlechtsorganen zusammengedrängt, um welche sich der Mantel nicht selten zu einer kugeligen Auftreibung verdickt. Isolierte konkrementführende Zellen in der Nähe des Darmes werden als Nierenzellen aufgefaßt. Leuchtorgane finden sich bei *Cyclosalpa* als mesodermale Zellgruppen.

Nervensystem, Sinnes- und Bewegungsorgane zeigen im Zusammenhange mit der freien Lokomotion einen höheren Grad der Ausbildung als bei den Ascidien. Das Gehirnganglion mit seinen zahlreichen Nerven lagert oberhalb der Anheftungsstelle des Kiemenbandes und erreicht eine an-

sehnliche Größe. Dorsal vom Gehirnganglion liegt, zuweilen an einem stielförmigen Fortsatz, ein meist hufeisenförmiges braunrotes Auge *(Desmomyaria)*. Bei der Ammengeneration von *Doliolum* findet sich an der linken Körperseite eine durch einen langen Nerven mit dem Gehirn verbundene Statocyste. Auch die mediane Flimmergrube ist an der Pharynxwand vor dem Gehirne vorhanden. Eigentümliche, wahrscheinlich zum Tasten dienende Sinnesorgane werden bei *Doliolum* in den Läppchen der beiden Mantelöffnungen, aber auch an anderen Stellen der äußeren Haut beobachtet, und zwar als Gruppen rundlicher Sinneszellen.

Die Lokomotion wird durch breite, den Körper reifen- oder bandartig umspannende Muskelbänder bewirkt, welche diesen bei ihrer Zusammenziehung verengen. Indem hierbei ein Teil des Wassers aus der Kloakenöffnung ausgestoßen wird, schießt der Körper infolge des Rückstoßes in entgegengesetzter Richtung fort.

Die Fortpflanzung der Salpen ist alternierend eine geschlechtliche und ungeschlechtliche; auf dem ersteren Wege entstehen die solitären Salpen, auf dem letzteren die Salpenketten. Die Individuen der Salpenkette sind die Geschlechtstiere, welche keinen Stolo bilden; die solitären Salpen pflanzen sich nur ungeschlechtlich durch Knospung mittels eines ventral gelegenen Stolo fort. Da beide Salpenformen (Fig. 828), welche sowohl durch Größe und Körpergestalt, als durch den Verlauf der Muskelbänder und anderweitige Differenzen der Kiemen und Eingeweide abweichen, in dem Lebenszyklus der Art gesetzmäßig alternieren, so stellt sich die Entwicklung als eine Metagenese dar, die noch größere Komplikation erlangen kann *(Doliolum)*.

Die Salpen der Kettenformen sind Zwitter. Alsbald nach dem Freiwerden der Kette tritt die weibliche Geschlechtsreife ein, während sich der Hoden erst später ausbildet. Fast stets reduzieren sich bei den *Desmomyarien* die weiblichen Genitalorgane auf einen vom Blut umspülten, ein einziges Ei einschließenden Follikel, der in einiger Entfernung vom Eingeweidenucleus durch einen engen, stielförmigen Gang an der rechten Seite in den Kloakenteil des Atemraumes ausmündet (Fig. 829 *b*). Allmählich verkürzt sich der Ovidukt und der Follikel mit dem Ei nähert sich mehr und mehr der epithelialen Auskleidung der Atemhöhle. Der Follikel rückt bei Beginn der Embryonalentwicklung in eine hügelförmige, in die Atemhöhle vorspringende Vorwölbung, die sich an der Basis einschnürt, so daß der sich entwickelnde Embryo in einer Art Brutsack die weitere Entwicklung durchläuft. Durch Rückbildung des Brutsackes bleibt der Embryo entweder später unbedeckt oder wird von einer neuen sog. Faltenhülle umschlossen.

Die Entwicklung der Salpen ist eine direkte. Die Furchung verläuft inäqual, während derselben wandern sich loslösende Follikelzellen zwischen die Furchungszellen ein. Diese Follikelzellen (Kalymmocyten) unterliegen einem späteren Zerfall und werden von den Furchungszellen als Nahrung

aufgenommen. Ein Larvenschwanz kommt nicht zur Ausbildung. Eine aus großen Zellen bestehende Zellmasse am Hinterende, der sog. Elaeoblast, wurde als Chordarest gedeutet. Im Verlaufe der Entwicklung verwächst der Embryo mit dem Muttertier und es bildet sich an dieser Verwachsungsstelle eine Placenta aus (Fig. 829 *c*).

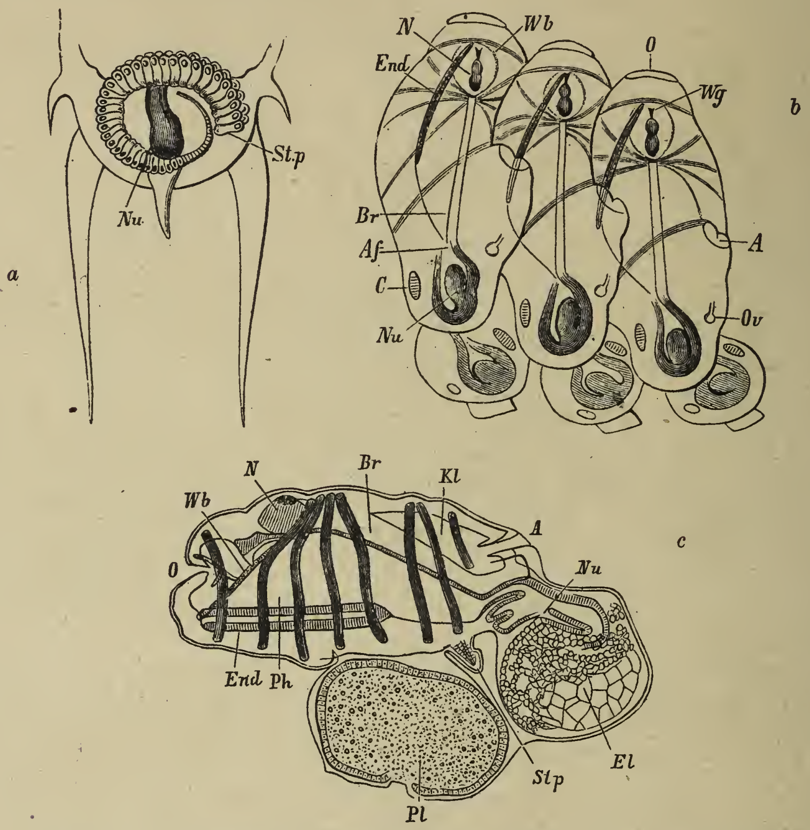


Fig. 829. *a* Hinterende der Ammenform von *Salpa (Thalia) democratica.*
Stp Stolo prolifer, *Nu* Eingeweidenucleus.

b Endstück des Stolo = junge Kette, stärker vergrößert.
O Mund, *A* Kloakenöffnung, *N* Ganglion, *Wg* Flimmergrube, *Wb* Flimmerbogen, *End* Endostyl, *Af* After, *Br* Kieme, *Nu* Darm, *Ov* Ovarium, *C* Herz.

c Embryo von *Salpa (Thalia) democratica* (Original).
El Elaeoblast, *Kl* Kloakenhöhle, *Pl* Placenta, *Ph* Pharyngealhöhle.

Die solitäre, geschlechtlich erzeugte Salpe bleibt geschlechtslos; dagegen bildet sie zahlreiche Knospen, welche durch Querteilung an einem ventralen Stolo entstehen und zu einer Kette vereinigt sind. Der Stolo liegt in einer äußerlich geöffneten Aushöhlung der Körperbedeckung. Bei der außerordentlichen Produktivität des Keimstockes trifft man stets mehrere Knospenansätze verschiedenen Alters hintereinander an, die sich sukzessive als selbständige Ketten lösen. Die Anordnung der Individuen in

der Kette ist zweizeilig, seltener *(Cyclosalpa)* ringförmig. Die Individuen der ausgebildeten Kette trennen sich leicht voneinander ab.

Komplizierter gestaltet sich die Entwicklung bei *Doliolum*, nicht nur durch die Metamorphose, welche die aus den abgesetzten Eiern hervorgegan-

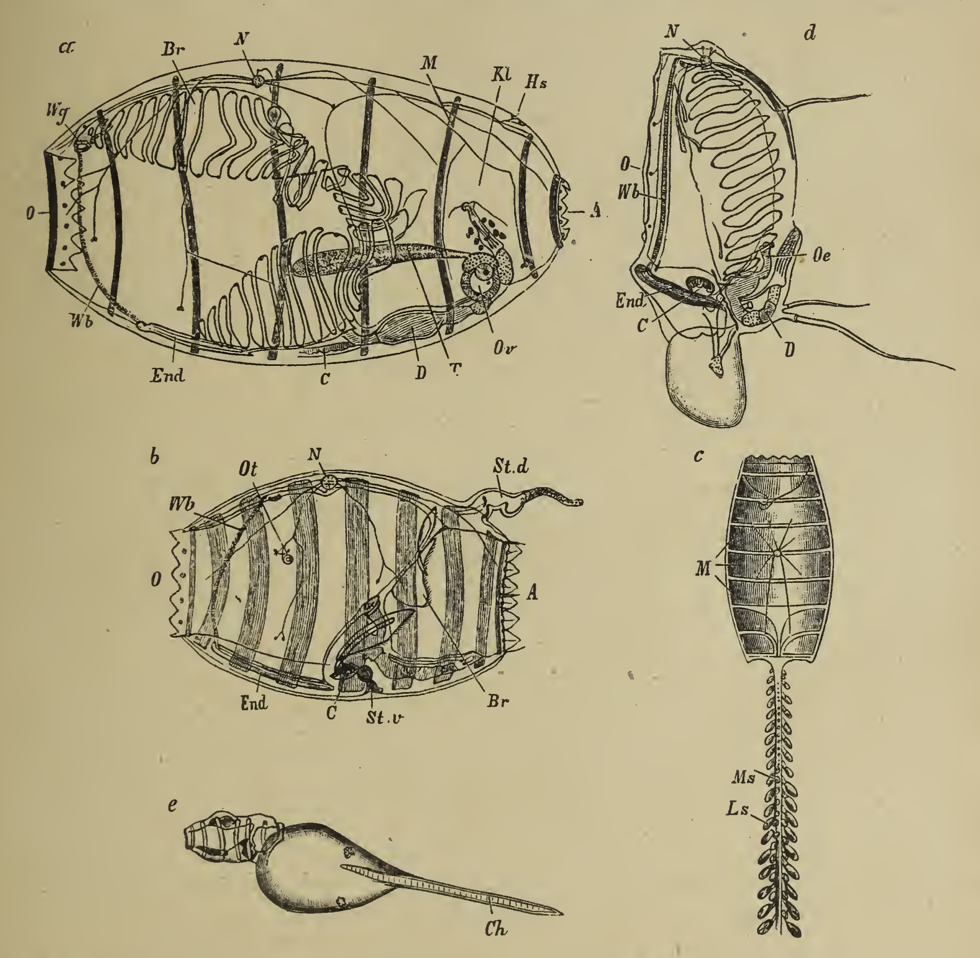


Fig. 830. Die Formen von *Doliolum*. *a*, *b*, *d* *D. denticulatum*, *c* *D. gegenbauri (troscheli)*, *e* *D. mülleri* (*a*, *b*, *d*, *e* nach Grobben, ca. $^{30}/_{1}$, *c* nach Gegenbaur, ca. $^{1}/_{1}$).

a Geschlechtstier. *O* Mund, *A* Kloakenöffnung, *Kl* Kloakenraum, *N* Nervenzentrum, *Hs* Hautsinnesorgan, *Wb* Flimmerbogen, *Wg* Flimmergrube, *End* Endostyl, *Br* Kieme, *C* Herz, *D* Darm, *T* Hoden, *Ov* Ovarium, *M* Muskelreifen. — *b* Ammengeneration (jung). *Stv* ventraler Stolo, *Std* dorsaler Fortsatz, *Ot* Statozyste. — *c* Vollentwickelte Ammengeneration, mit ausgebildetem sog. Dorsalstolo, ohne Darm und Kieme. *Ms* Mediansprossen, *Ls* Lateralsprossen. — *d* Das aus der Lateralsprosse hervorgegangene Nährtier. *Oe* Oesophagus. — *e* Larve. *Ch* Chorda.

genen Jungen als geschwänzte Larven durchlaufen, sondern auch durch den Polymorphismus der ungeschlechtlich produzierten Generation (Fig. 830). Die aus dem befruchteten Ei hervorgegangene Ammengeneration produziert an ihrem ventralen Stolo Knospen (Urknospen), welche an der Oberfläche des Körpers wandernd auf den dorsalen hinteren Fortsatz der Amme (sog.

Dorsalstolo) gelangen. Aus diesen Knospen gehen Lateral- und Mediansprossen hervor. Die Lateralsprossen (Nährtiere) sind löffelförmig gestaltete Individuen ohne Kloakenraum; sie pflanzen sich nicht fort, sondern besorgen die Ernährung der sich entwickelnden Knospen und der Amme, die mit ihrem weiteren ansehnlichen Wachstume Kieme und Darm verliert, dagegen die Muskulatur zu mächtiger Entwicklung bringt. Die Mediansprossen entwickeln sich zu Individuen (Pflegetieren), die bis auf den Mangel der Geschlechtsorgane den Geschlechtstieren gleichen und an einem ventralen Fortsatze (ihrem Befestigungsstiele am Rückenfortsatze der Amme) die dritte Individuenform, die gleichfalls von der Amme gebildeten median gelegenen Knospen der Geschlechtstiere, zur Entwicklung bringen.

Die Salpen sind pelagische Tiere vorwiegend der wärmeren Meere und treiben in den oberen Schichten des Meerwassers schwimmend dahin.

1. Ordnung. **Cyclomyaria.**

Körper tonnenförmig, Mund- und Kloakenöffnung an den beiden entgegengesetzten Körperenden. Mantel zart. Muskeln ringförmig geschlossen. Hinterwand des Pharyngealsackes mit zwei Reihen von Kiemenspalten.

Fam. *Doliolidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Doliolum denticulatum* Q. G. (Fig. 830 *a, b, d*). *D. gegenbauri* Ulj. (*troscheli* Gbr.) (Fig. 830 *c*). *D. mülleri* Krohn. Kosmopolit. *D. rarum* Grobben. Mittelmeer, Atl. u. Ind. Oz. *D. (Dolchinia) mirabile* Korotneff. Mittelmeer. *Doliopsis savigniana* Eschz. (*Anchinia rubra* Vogt). Kosmopolit.

2. Ordnung. **Desmomyaria.**

Körper walzenförmig, Mund- und Kloakenöffnung nahezu terminal. Mantel dick. Muskeln bandförmig. Hinterwand des Pharyngealsackes von zwei großen Kiemenspalten durchbrochen und auf ein schmales Band reduziert.

Fam. *Salpidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Cyclosalpa pinnata* Forsk. Kette in Ringform. *Salpa fusiformis* Cuv. *S. maxima* Forsk. *S. (Thalia) democratica* Forsk. (Fig. 828). *S. (Jasis) zonaria* Pall. Alle Kosmopoliten.

10. Kladus. **Acrania, Schädellose.**[1])

Fischförmige Chordonier von metamerischem Körper, ohne ausgebildeten Kopf, mit persistierender, durch den ganzen Körper sich erstreckender

---

[1]) Joh. Müller, Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum (Amphioxus lanceolatus). Abhandl. Akad. Berlin 1842. A. Kowalevski, Entwicklungsgeschichte von Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. St.-Pétersbourg 1867. Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Arch. mikr. Anat. XIII. 1877. W. Rolph, Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. II. 1876. A. Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879. B. Hatschek, Studien über die Entwicklung des Amphioxus. Arb. Zool. Inst.

Chorda dorsalis, ohne paarige Extremitäten, durch Kiemenspalten atmend, welche mittels eines Peribranchialsackes ausmünden, ohne Herz, mit pulsierenden Gefäßstämmen.

Der lanzettförmige Leib von *Branchiostoma (Amphioxus)* (Fig. 831) wird 5—6 *cm* lang und ist mit einem unpaaren Flossensaum besetzt, der sich vom Munde an über die Dorsalseite bis zum Porus des Peribranchialraumes erstreckt und in der Schwanzregion des Körpers zu einer lanzettförmigen Schwanzflosse vergrößert. Ventral zwischen Mund und Porus des Peribranchialraumes findet sich ein paariger Flossensaum (Seitenflosse. Metapleuralfalte) vor. Der Körper zeigt vielfache Asymmetrien; er ist gegliedert, die Metamerie tritt an den äußerlich sichtbaren Segmenten der Seitenrumpfmuskulatur hervor. Ein Kopfabschnitt ist nicht ausgebildet. Als Achsenskelet fungiert die Chorda dorsalis, die sich von der vorderen Körperspitze durch den ganzen Körper erstreckt. Sie besteht aus fibrillären Platten mit dazwischenliegenden Zellresten und einer dünnen Chordascheide *(Elastica).* Die Chorda wird von einer bindegewebigen Hülle scheidenartig umgeben, deren innere Lage sich schärfer abgrenzt; diese

Wien. IV. 1881. Ueber den Schichtenbau des Amphioxus. Anat. Anz. III. 1888. Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Ebendas. VII. 1892. Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes. 1. Mitt. Das Acromerit des Amphioxus. Morph. Jahrb. XXXV. 1906. E. Ray Lankester, Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus. Quart. Journ. micr. sc. XXIX. 1889. A. Willey, The later larval development of Amphioxus. Ebenda. XXXII. 1891. J. W. Spengel, Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zool. Jahrb. IV. 1890. Th. Boveri, Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ebendas. V. 1893. Über die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen etc. bei Amphioxus. Anat. Anz. VII. 1892. V. v. Ebner, Ueber den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanceolatus. Sitzgsb. Akad. Wien 1895. H. Joseph, Ueber das Achsenskelet des Amphioxus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LIX. 1895. J. W. Kirkaldy, A revision of the Genera and Species of the Branchiostomidae. Quart. Journ. micr. sc. XXXVII. 1895. J. F. Heymans u. O. van der Stricht, Sur le système nerveux de l'Amphioxus etc. Mém. cour. Acad. Belg. LVI. 1898. R. Hesse, Die Sehorgane des Amphioxus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIII. 1898. E. Burchardt, Beiträge zur Kenntnis des Amphioxus lanceolatus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXXIV. 1900. J. W. van Wijhe, Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus lanceolatus. Petrus Camper. I. 1901. Studien über Amphioxus. Verh. Akad. Amsterdam. 1914. R. Legros, Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus. Mitth. zool. Stat. Neapel. XV. 1902. A. S. Dogiel, Das periphere Nervensystem des Amphioxus. Anat. Hefte. 66. 1903. B. Zarnik, Über segmentale Venen bei Amphioxus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. Anat. Anz. XXIV. 1904. Über die Geschlechtsorgane von Amphioxus. Zool. Jahrb. XXI. 1904. P. Cerfontaine, Recherches sur le développement de l'Amphioxus. Arch. Biol. XXII. 1906. J. Boeke, Das Infundibularorgan im Gehirne des Amphioxus. Anat. Anz. XXXII 1908. E. S. Goodrich, On the Structure of the Excretory Organs of Amphioxus. Quart. Journ. micr. sc. 1902, 1909. H. L. Kutchin, Studies on the peripheral nervous system of Amphioxus. Proc. Americ. Acad. Boston 1913. Vgl. ferner die Arbeiten von Quatrefages, v. Kupffer, Dohrn, Langerhans, G. Retzius, Morgan und Hazen, Neidert und Leiber, Mc. Bride, Goldschmidt, Možejko u. a.

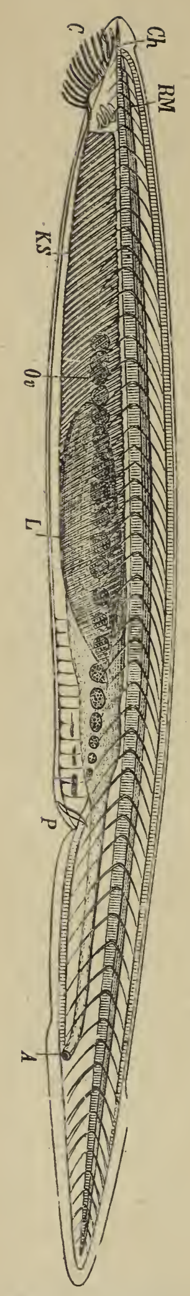


Fig. 831. *Branchiostoma (Amphioxus) lanceolatum.* $^3/_1$ *C* Mundcirren, *KS* Kiemenspalten, *L* Leber, *A* After, *P* Porus des Peribranchialsackes, *Ov* Ovarien, *Ch* Chorda, *RM* Rückenmark.

Hülle ist als skeletogenes Bindegewebe dem gleichnamigen Gewebe der Vertebraten zu vergleichen. Es setzt sich dorsal in Bindegewebsblätter, welche das Rückenmark umschließen, fort, ferner ventral in bindegewebige Bogen, endlich in die Muskelsepten, die bis an die Cutis reichen (Fig. 832).

Dorsal von der Chorda verläuft das Zentralnervensystem als Rückenmark, das von einem Kanal (Canalis centralis) durchsetzt wird. Der vordere, wenig angeschwollene Abschnitt des Zentralnervensystems mit erweitertem Zentralkanal bezeichnet die Anlage des Gehirns. Mit demselben steht eine linksgelegene kleine, als Riech- oder Flimmergrube bezeichnete Vertiefung in nervöser Verbindung, die bei jungen Tieren durch den Neuroporus mit dem Medullarrohre direkt zusammenhängt. Sie entspricht dem Geruchsorgan und der Hypophysis der Vertebraten. Das Vorderende des Nervensystems wird von einem großen unpaaren Pigmentflecke (dem Vorläufer des Vertebratenauges) eingenommen. Überdies finden sich in fast ganzer Länge des Rückenmarkes an dem Zentralkanal zahlreiche aus einer Sinnes- und einer Pigmentzelle aufgebaute Augen vor. Vom Zentralnervensystem entspringt in jedem Segmente ein Paar Spinalnerven, eine ventrale, rein motorische Wurzel zur Seitenrumpfmuskulatur, sowie eine dorsale Wurzel, die zur Haut aufsteigt und keine Verbindung mit der ventralen Wurzel eingeht. Die dorsale Wurzel ist gemischter Natur und entsendet einen Visceralast.

Die Mundöffnung ist eine längliche, von einer hufeisenförmigen Lippe mit von Knorpelskelet gestützten Cirren eingefaßte Spalte. Sie führt in die Mundhöhle, welche von dem Schlunde durch eine mit Tentakeln besetzte und einem Sphinkter versehene Falte, das *Velum*, abgegrenzt wird. Am Dache der Mundhöhle liegt vor dem Velum ein kompliziertes Wimperorgan (Räderorgan). Die Öffnung des Velums führt in den langen Pharyngealsack (Kiemendarm), der, von zahlreichen seitlichen Spalten durchbrochen, die Respiration besorgt. Jede (primäre) Kiemenspalte wird durch eine von der Dorsalseite hervorgewachsene Leiste (Zungenbalken) in zwei Spalten, überdies durch querverlaufende Stäbe (Synaptikel) in eine Anzahl von Lücken zerlegt. Die Wände der Kiemenspalten sind durch ein System

von Skeletstäben gestützt. Ventral im Kiemendarm verläuft die flimmernde drüsige Hypobranchialfurche (Homologon des Endostyls der Tunicaten und der Thyreoidea der Vertebraten), welche vorn durch zwei Wimperbogen mit der an der Dorsalseite des Kiemensackes verlaufenden Epibranchialfurche zusammenhängt. Die Kiemenspalten münden in einen von der Haut aus entstandenen, die ganze Kiemenregion des Körpers umgebenden Peribranchialsack, der sich mittels Porus (Atrioporus)

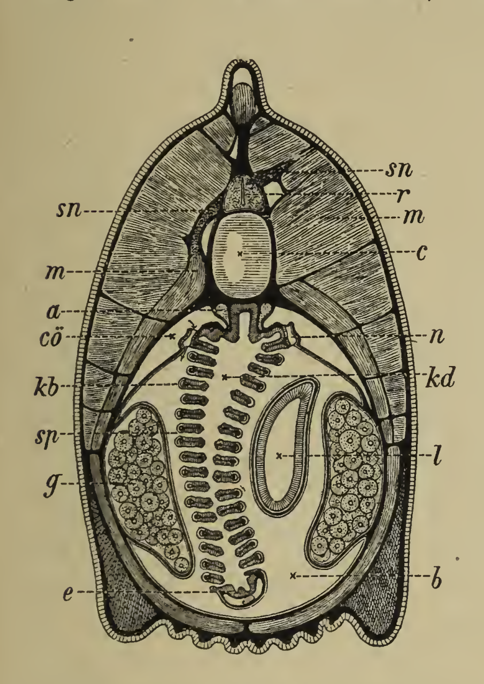


Fig. 832. Querschnitt durch die Kiemenregion von *Branchiostoma (Amphioxus)*. *r* Rückenmark, *sn* abtretende Nerven, *m* Seitenrumpfmuskeln, *c* Chorda, *a* Aortenwurzel, *cö* subchordaler Coelomraum, *n* Niere (links durch Pfeile bezeichnet), *kd* Kiemendarm, *kb* Kiemenbogen, *sp* Kiemenspalten, *g* Geschlechtsorgane, *l* Leberblindsack, *b* Peribranchialraum, *e* Hypobranchialrinne, darunter Truncus arteriosus (nach Ray Lankester, verändert von Th. Boveri aus R. Hertwig).

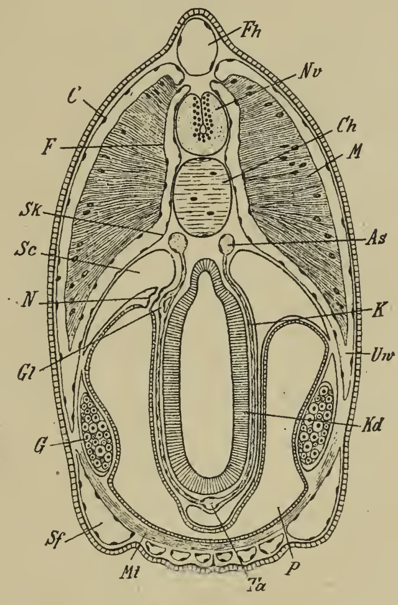


Fig. 833. Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion von *Branchiostoma*, links die Verhältnisse eines sekundären, rechts die eines primären Kiemenbogens (aus Korschelt und Heider). *Nv* Rückenmark, *Ch* Chorda, *Kd* Kiemendarm, *P* Peribranchialraum, *G* Genitalsäckchen, *As* Aortenwurzel, *K* Kiemengefäß, *Ta* Truncus arteriosus, *Gl* Glomerulus, *N* Nierenkanälchen, *Sk* Sklerablatt, *F* Fascienblatt, *M* Muskelplatte, *C* Cutisblatt, *Uw* Urwirbelhöhle (Myocoel), *Fh* dorsale Flossenhöhle, *Sc* subchordales Coelom, *Sf* Seitenfaltenhöhle, *Mt* Transversalmuskel.

hinter der Kiemenregion ventral nach außen öffnet. Am hinteren Ende des Kiemendarmes beginnt das verdauende Darmrohr, das sich in gerader Richtung bis zum Schwanze fortsetzt und durch den links gelegenen After ausmündet. Es sondert sich in zwei Abschnitte, von denen der vordere rechtsseitig einen nach vorn neben der Kiemenregion in den Peribranchialraum hineinragenden Leberblindsack bildet. Im Peribranchialsack finden sich Drüsenwülste exkretorischer Natur.

Das Blutgefäßsystem (Fig. 834) entbehrt eines Herzens, an dessen Stelle die größeren Blutgefäßstämme pulsieren. In seiner Anordnung entspricht es dem Typus der Vertebraten. Ein unterhalb der Hypobranchialrinne verlaufender Arterienstamm (Truncus arteriosus, Kiemenarterie) entsendet an jedem primären Kiemenbogen einen den Kiemendarm umgreifenden Gefäßbogen (Hauptgefäß der primären Kiemenbogen, Aortenbogen), der mittels einer kontraktilen Erweiterung (Bulbilli) entspringt. Dazu kommen weitere die Kiemenspaltenwand durchziehende Gefäße. Alle Gefäßbogen vereinigen sich unterhalb der Chorda in zwei längsverlaufenden Aortenwurzeln, die sich hinter dem Kiemendarm zu einer durch den ganzen Körper verlaufenden Aorta descendens vereinigen, welche durch Kapillarlakunen in das Venensystem übergeht. Aorta und Aortenwurzeln liefern an jedem Muskelseptum seitliche Arterien (Parietalarterien), nach vorn setzen sich die Aortenwurzeln in die Carotiden fort. Das Venensystem besteht aus einem umfangreichen Lakunensystem (Gefäßsystem) am Darme (Darmsinus), aus dem die Vena subintestinalis entspringt. Diese führt als Pfortader das Blut zum Leberblindsack, an dem sie sich wieder in ein Lakunennetz (Leberpfortaderkreis) auflöst, das in der Lebervene seine Fortsetzung findet, welche das Blut in einen Sinus venosus (erweiterte Umbiegungsstelle der Lebervene in die Kiemenarterie)

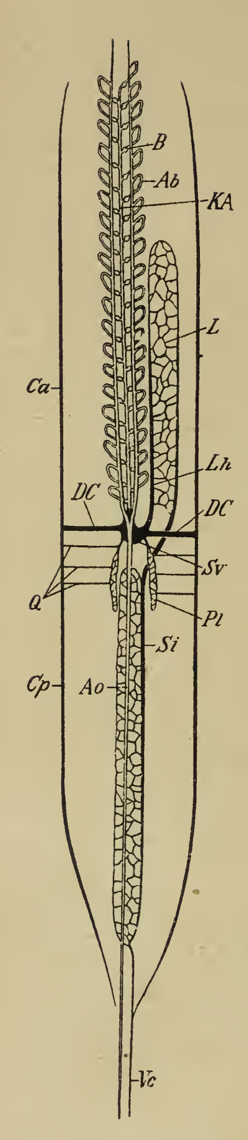


Fig. 834. Schema des Blutgefäßsystems von *Branchiostoma* (Original, zum Teil nach Zarnik).

Ab Aortenbogen, *Ao* Aorta descendens, *B* Bulbilli, *Ca* vordere, *Cp* hintere Kardinalvene, *DC* Ductus Cuvieri, *KA* Kiemenarterie, *L* Leberpfortaderkreis, *Lh* Lebervene, *Pl* Parietallakune, *Q* Quervenen, *Si* Vena subintestinalis, *Sv* Sinus venosus, *Vc* Vena caudalis.

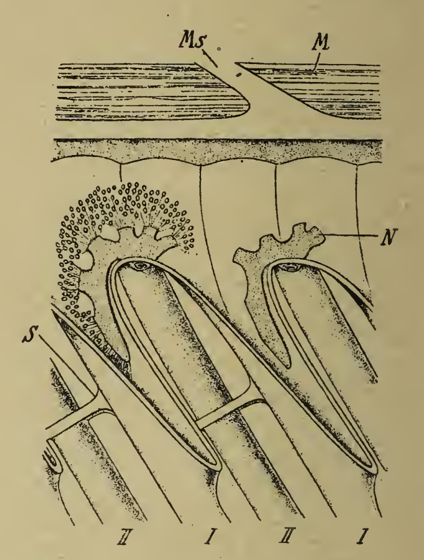


Fig. 835. Ein Stück vom Dorsalteil des Kiemendarmes von *Branchiostoma* mit zwei Nierenkanälchen *(N)* (nach Boveri).

I primärer Kiemenbogen, *II* sekundärer Kiemenbogen (Zungenbalken), *S* Synaptikel, *M* Segment des Seitenrumpfmuskels, *Ms* Muskelseptum.

überführt. Außerdem unterscheidet man zwei vordere und zwei hintere Kardinalvenen, von denen die rechte sich nach hinten in die Kaudalvene fortsetzt. Die Kardinalvenen münden durch einen Ductus Cuvieri am Hinterende der Kiemenregion und die hinteren noch durch einige nach hinten folgende segmentale Quervenen mittels eines Lakunennetzes (Parietallakune) in den Sinus venosus ein. Die Kardinalvenen nehmen auch das Blut aus den Parietalarterien sowie allen anderen Körpergefäßen auf. An den Genitaldrüsen bilden die Kardinalvenen ein umspinnendes Lakunennetz. Die Blutkörperchen sind farblos.

Die Coelomhöhle (Leibeshöhle) von *Branchiostoma* zerfällt in jedem Metamer im wesentlichen in zwei große Abschnitte, einen dorsalen, das *Myocoel* (Urwirbelhöhle), das vom Urwirbel eingeschlossen wird, und einen ventralen, das von den Seitenplatten umschlossene *Splanchnocoel* (Fig. 78 *b*). Aus der der Chorda anliegenden Wand des Myocoels entwickelt sich der Seitenrumpfmuskel, der später durch eine ventral einwachsende Falte des Myocoelepithels *(Sklerafalte)* bis auf ein schmales Aufhängeband von der Chorda sich ablöst. (Fig. 833). Der mediale Teil der Sklerafalte legt sich an die Chorda und das Medullarrohr und liefert als *skeletogenes Blatt* das skeletogene Gewebe, der laterale wird zur Muskelfascie. Aus dem unterhalb des einschichtigen Hautepithels gelegenen Wandteile des Myocoels entsteht die Cutis. Das Splanchnocoel verliert die Metamerie und bildet einen einheitlichen Hohlraum, der jedoch in der Kiemenregion eine weitere Gliederung erfährt.

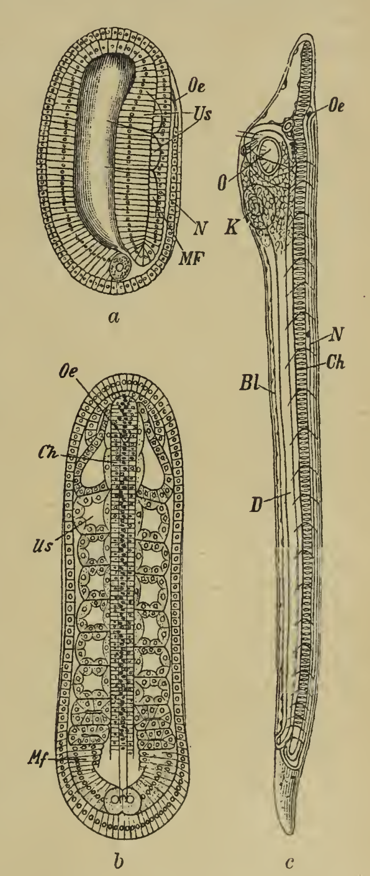


Fig. 836. Entwicklungsstadien von *Branchiostoma* (nach Hatschek).

a Stadium mit zwei Ursegmenten, im Medianschnitt; *b* Stadium mit neun Ursegmenten, Dorsalansicht, um die Asymmetrie in den Urwirbeln zu zeigen; *c* Larve mit Mund *(O)* und erster Kiemenspalte *(K)*, Seitenansicht. $^{75}/_{1}$. *N* Nervenrohr, *Oe* Neuroporus, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *Bl* subintestinales Blutgefäß, *Mf* Mesodermfalte, *Us* Ursegmente.

Die Niere besteht aus in der ganzen Kiemenregion branchiomer angeordneten Kanälchen (homolog den Vornierenkanälchen der Vertebraten), welche mit mehreren trichterförmigen Enden im subchordalen Coelom beginnen und in den Peribranchialsack ausmünden (Fig. 835). An den Trichterenden finden sich lange durch die Leibeshöhle gespannte Kragenzellen (K. C. Schneider). Nach Goodrich dagegen sind die Nierenkanälchen innen geschlossen und mit röhrenförmigen Geißelzellen,

sog. Solenocyten, versehen. In der Höhe der Nierenkanälchen bilden die Hauptgefäße der Kiemenbogen ein Gefäßnetz (Glomus). Die Genitalorgane bestehen aus metameren (vom Urwirbel abstammenden) Genitaldrüsen, welche in der Kiemenregion von der Lateralwand des Peribranchialraumes als Wülste in diesen vorspringen. Die Genitalprodukte gelangen durch Dehiszenz in den Peribranchialraum und von hier durch den Atrioporus nach außen.

Die Entwicklung von *Branchiostoma* ist eine Metamorphose. Die Furchung (Fig. 190) ist äqual, die Gastrulation erfolgt durch Einstülpung (Fig. 194). Die Schließung des Gastrulamundes entspricht der Dorsalseite und der letzte Rest desselben dem Hinterende des Embryos, das auch durch zwei größere Polzellen gekennzeichnet ist. Durch seitliche Falten des Entoderms entstehen die Mesodermanlagen (Ursegmente) (Fig. 210), der Metamerie entsprechend in der Reihenfolge von vorn nach hinten, und zwar die vorderen Paare der Coelomsäcke einzeln, die hinteren durch Abgliederung von einer ungegliederten Anlage, während eine mediane dorsale Falte des Urdarms die Anlage der Chorda liefert. Zu gleicher Zeit entwickelt sich dorsal aus dem Ectoderm das hinten mit dem Darmrohr kommunizierende, vorn frei sich öffnende Nervenrohr. Die Branchiostomalarve verläßt mit etwa zwei Ursegmentanlagen (Fig. 836) die Eihülle und schwimmt mittels ihrer Geißelbekleidung umher. Später gestaltet sich die walzenförmige Larve unter fortschreitender Längsstreckung und seitlicher Abplattung fischchenförmig. Frühzeitig tritt in der Entwicklung eine auffallende Asymmetrie (für Ursegmente, Mund, erste Kiemenspalte, After, Neuroporus) hervor. Der Larvenmund und der After brechen linkerseits durch, während die erste Kiemenspalte ventral entsteht (Fig. 836 *c*). Vor dem Munde liegt die Öffnung einer von der ventralen Darmwand aus gebildeten Drüse (kolbenförmigen Drüse), die gegen Ende der Larvenzeit schwindet. In den folgenden Stadien legen sich in rechtsseitiger Lage die weiteren primären metamer angeordneten Kiemenspalten an, die später an die linke Seite zu liegen kommen, dorsal von ihnen die Spalten der rechten Seite. Der anfangs freiliegende Kiemenapparat gelangt später durch Anlage der beiden Metapleuralfalten in eine Rinne, die sich zum Peribranchialraum schließt. Der Larvenmund rückt ventralwärts und wird von einer Hautfalte überwachsen, durch welchen Vorgang die Mundhöhle und der sekundäre Mund gebildet wird, während der Larvenmund zur Öffnung des Velums wird. Jedes Coelomsäckchen (Ursegment) teilt sich in einen dorsalen (Urwirbel) und einen ventralen Abschnitt (Seitenplatten) und geht die bereits oben dargestellten Differenzierungen ein; während sich bei ersteren die Metamerie erhält, geht sie in den Seitenplatten verloren, deren Höhlungen zu dem einheitlichen Splanchnocoel zusammenfließen. Die Branchiostomalarven leben pelagisch und gehen erst in den letzten Stadien zu der Lebensweise des ausgebildeten Tieres im Sande über.

Die Acranier leben im Meeressande vergraben und führen eine Art sedentäre Lebensweise, mit welcher auch die vielfachen Asymmetrien im Bau zusammenhängen dürften. Trotz mancher Eigentümlichkeiten (Peribranchialraum) erweisen sich die Acranier den Vertebraten gegenüber als ursprüngliche Formen.

Klasse. **Leptocardia. Röhrenherzen.**

Mit den Charakteren des Kladus.

Fam. *Branchiostomidae. Branchiostoma (Amphioxus) lanceolatum* Pall. Lanzettfisch. Genitalorgane beiderseits. Mittelmeer, Nordsee (Fig. 831). *Br. californiense* Coop. Küste von Kalifornien. *Asymmetron (Heteropleuron) cultellum* Ptrs. Genitalorgane bloß rechterseits. Ind. Oz. *A. lucayanum* Andrews. Ohne Schwanzflosse. Bei Bahama u. Ind. Oz.

11. Kladus. **Vertebrata (Craniota), Wirbeltiere.**[1]

Heteronom metamerische Chordonier mit differenziertem Kopf, mit mehr oder minder in Wirbel gegliedertem Achsenskelet, welches mittels dorsaler Ausläufer das Zentralnervensystem, mittels ventraler die vegetativen Organe umschließt, in der Regel mit zwei Extremitätenpaaren, mit Herz.

Schon Aristoteles faßte die Wirbeltiere als *blutführende Tiere* zusammen und hob den Besitz einer knorpeligen oder knöchernen Skeletsäule als gemeinsames Merkmal derselben hervor. Erst Lamarck führte den Namen der *Wirbeltiere* in die Wissenschaft ein.

---

[1]) Außer den Werken von Cuvier, J. F. Meckel, J. Müller, K. E. v. Baer, Reichert, Rathke, Remak vgl. v. Siebold u. Stannius, Lehrbuch der vergl. Anatomie. II. Berlin 1846. H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1854. R. Owen, On the Anatomy of Vertebrates, 3 Bde. London 1866—1868. Th. H. Huxley, A Manual of the Anatomy of vertebrated animals. London 1871. C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1864—1872. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. 2 Bde. Leipzig 1898—1901. W. K. Parker u. G. T. Bettany, Die Morphologie des Schädels. Stuttgart 1879. A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Leipzig 1879. F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. II. Bd. Jena 1881. R. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl. Jena 1909. O. Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. 3 Bde. Jena 1906. A. Oppel, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. I—VIII. Jena 1895—1914. H. E. Ziegler, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902. S. H. Reynolds, The vertebrate Skeleton. Cambridge 1897. A. Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitt. zool. Stat. Neapel. 1882—1907. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. XV, XIX. 1889, 1892. Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere. I. Leipzig 1910. J. K. Thacher, Median and paired fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. Transact. Connect. Acad. III. 1877. J. W. van Wijhe, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes.

An dem metameren Körper der Vertebraten lassen sich stets eine Kopf-, Rumpf- und Schwanzregion unterscheiden. Der Kopf, aus einer Anzahl veränderter und miteinander inniger vereinigter, vorderer Metameren (meist werden 9—10 angenommen) hervorgegangen, trägt ventral den Eingang zum Darmkanal, sowie dorsal das Gehirn mit den höheren Sinnesorganen; die Rumpfregion enthält die Leibeshöhle (Coelom) mit den vegetativen Organen, während die Schwanzregion keine Leibeshöhle mehr umschließt. Die Rumpfregion kann sich weiter in eine Hals-, Brust-, Lenden- und Kreuzbeinregion gliedern. Diese Gliederung geht parallel dem Übergange vom Wasserleben zum Landleben und einer damit zusammenhängenden mächtigeren Entwicklung und festeren Verbindung der paarigen Extremitäten am Rumpfe, von denen mit Ausnahme der *Cyclostomen*, denen paarige Extremitäten fehlen, sonst (von Rückbildungen abgesehen) zwei Paare vorhanden sind. Während bei den *Fischen* die Fortbewegung des Körpers durch Seitenbewegungen des Rumpfes erfolgt und die paarigen Extremitäten eine nur geringe Rolle bei derselben spielen, wird bei den am Lande lebenden *Amphibien, Reptilien, Vögeln* und *Säugetieren* die Bewegung von der Hauptachse in fortschreitender Entwicklung auf die Extremitäten unter gleichzeitiger Verkürzung des Rumpfes übertragen. Nur wo sekundär die paarigen Extremitäten infolge von Rückbildung ausfallen *(Gymnophionen, schlangenähnliche Eidechsen, Schlangen)*, tritt wieder zugleich mit einer Verlängerung des Rumpfes die Bedeutung des letzteren für die Lokomotion durch Schlängelung hervor. Auch die schwierigste Art der Fortbewegung durch Flug findet sich im Kreise der Vertebraten vor.

Die paarigen Extremitäten treten in zwei scharf getrennten Hauptformen, der *Fischflosse (Ichthyopterygium)* und dem wohl auf diese zurückführbaren *pentadactylen Bein (Chiridium)* der übrigen Vertebraten auf; letzteres kann wieder den besonderen Lebensverhältnissen entsprechend als Flossenfuß, Flügel angepaßt sein, zeigt aber nachweisbar dieselben Hauptteile. Vorder- und Hinterextremität weisen als homodyname Organe gleiche Einrichtungen auf. Außer den paarigen Extremitäten finden sich bei Vertebraten auch unpaare vor. Die letzteren, Rücken-, Schwanz- und Afterflosse der Fische, gehen als Differenzierungen aus einer medianen vom Kopf über den Rücken und den Schwanz bis zum After hin sich er-

---

Amsterdam 1882. C. Kupffer, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 4 Hefte. München und Leipzig 1893—1900. F. Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. H. Schauinsland, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. Zoologica. XXXIX. 1903. G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1881—1884. N. K. Koltzoff, Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbeltierkopfes. Bull. Soc. Nat. Moskau. XV. 1902. B. Hatschek, Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes. Morph. Jahrb. XXXIX. 1909. Vgl. ferner die Arbeiten von Goette, Emery, Froriep, Klaatsch, Hochstetter, Haller, Röse, Hasse, Sappey, Sewertzoff, A. A. Gray u. zahlr. a.

streckenden unpaaren kontinuierlichen Flosse hervor. In gleicher Weise sind rücksichtlich ihres Ursprunges die paarigen Extremitäten nach Balfour, Thacher und Mivart als Differenzierungen aus einer paarigen, von der Kiemengegend bis zum After reichenden Seitenflosse abzuleiten.

Die Haut der Vertebraten baut sich aus der Oberhaut *(Epidermis)* und einer bindegewebigen, auch Muskeln enthaltenden Unterhaut *(Cutis)* auf (Fig. 837). Die Epidermis ist ein geschichtetes Epithel, dessen obere Schichten abgestoßen werden, während die unteren Schichten *(Stratum Malpighii)* als Matrix zum Ersatz der oberen dienen und zuweilen Träger von Pigmenten sind. Die Cutis setzt sich in ein tieferes, mehr oder minder lockeres *Unterhautbindegewebe* fort und ist nicht nur Trägerin von Pigmenten (Fig. 44 *c*), sondern auch von Nerven und Blutgefäßen. Wo sich Hautmuskeln in größerer Ausdehnung entwickeln, dienen dieselben ausschließlich der Bewegung der Haut und ihrer mannigfachen Anhänge. Gegen die Epidermis hin kann die Cutis in kleinen Papillen erhoben sein, welche für die Entwicklung der verschiedenen Anhangsgebilde der Haut von Bedeutung erscheinen. Von dem Epithel gehen nicht nur mannigfache Drüsenbildungen, sondern auch durch Verhornung äußere Anhänge, wie Haare, Federn, Schuppen, hervor. Desgleichen kann die Unterhaut durch Verknöcherung Schutzorgane (Hautknochen) liefern, welche zuweilen einen festen Hautpanzer entstehen lassen (Schuppen der Fische, Reptilien, Hautpanzer der Gürteltiere, Schildkröten). Von besonderer Bedeutung als Ausgangsformen für mannigfache Bildungen haben sich die bei *Selachiern* in der Haut auftretenden *Placoidschuppen* erwiesen (Fig. 837), an welchen eine knöcherne Basalplatte und ein zahnförmiger vorspringender Teil (Hautzahn) zu unterscheiden ist. Die Hauptmasse des letzteren geht aus der Verknöcherung einer Cutispapille hervor, während ein äußeres cuticulares Schmelzoberhäutchen von der darüberliegenden Epidermis (Epithelscheide) herstammt.

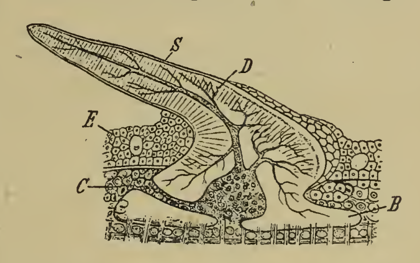


Fig. 837. Schnitt durch ein Stück Haut mit Placoidschuppe von *Mustelus laevis* (nach O. Hertwig).

E Epidermis, *C* Cutis, *B* Basalplatte, *D* Dentin, *S* Schmelzoberhäutchen der Placoidschuppe.

Bei allen Vertebraten findet sich als erstes Achsenskelet die Chorda dorsalis, die sich jedoch nur in wenigen Fällen *(Cyclostomen, Holocephalen, Störe, Dipnoer)* zeitlebens im ganzen Umfange erhält. Dieselbe wird von einer doppelten *Chordascheide* umhüllt (Fig. 841 *a*), einer zuerst gebildeten äußeren elastischen *(Elastica externa)* und einer inneren fibrillären *(innere Chordascheide).* Außen von der Chordascheide folgt das die Chorda rings umgebende *skeletogene Bindegewebe* (Fig. 839), welches durch eine ventrale, nach innen vorwachsende Wucherung (Sklerotomwucherung) der Urwirbel (Fig 838) angelegt wird und dorsale, das Zentralnervensystem,

sowie ventrale, das die Eingeweide enthaltende Coelom, bezw. in der Schwanzregion die Gefäßstämme umfassende Fortsetzungen entsendet, endlich mit den zwischen den Segmenten der Seitenrumpfmuskulatur verlaufenden Septen zusammenhängt. Das aus dem skeletogenen Gewebe hervorgegangene Skelet bleibt entweder zeitlebens bindegewebig oder wird knorpelig, oder es bildet der Knorpel die Grundlage eines später auftretenden knöchernen Skelets.

Die Entwicklung der Wirbelsäule geht von der skeletogenen Schichte aus, indem der Metamerie des Körpers entsprechend knorpelige oder knöcherne Ringe gebildet werden, welche die Anlage der Wirbel darstellen,

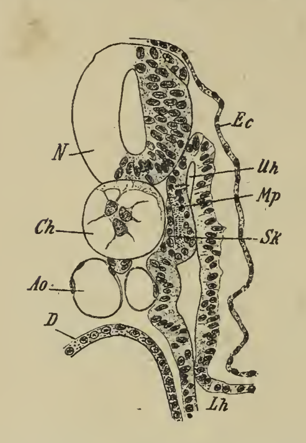


Fig. 838. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines Embryos von *Pristiurus* (Haifisch) (nach C. Rabl).

N Neuralrohr, *Ch* Chorda, *Ao* Aorta, *D* Darm, *Ec* Ektoderm, *Mp* Muskelplatte, *Sk* Sklerotomeinwucherung, *Uh* Urwirbelhöhle (Myocoel), *Lh* Splanchnocoel.

Fig. 839. Querschnitt durch die Chorda dorsalis *(Ch)* der Unkenlarve (nach Goette).

ChS Chordascheide, *Sk* skeletogene Schichte, *N* Rückenmark.

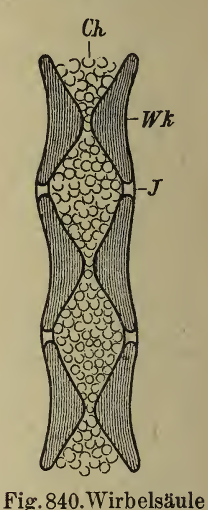


Fig. 840. Wirbelsäule eines Selachiers im Längsschnitt (schematisch).

Ch Chorda, *Wk* Wirbelkörper, *J* häutiger, intervertebraler Abschnitt.

während die dazwischenliegenden Teile als Ligamenta intervertebralia sich erhalten. Bei *Elasmobranchiern* und *Dipnoern* dringt der Knorpel der skeletogenen Schichte auch in die innere Chordascheide ein, wogegen bei allen übrigen Vertebraten der Knorpel außen von der Chordascheide verbleibt. Als erste Repräsentanten des gegliederten festen Achsenskelets erscheinen in der sonst häutig bleibenden skeletogenen Schichte kleine knorpelige obere und untere Bogenstücke *(Cyclostomen)*, auch bei *Holocephalen, Dipnoern* und *Stören* wird die Gliederung des Achsenskelets durch die hier schon vollkommen ausgebildeten oberen und unteren Bogen vorgestellt (Fig. 841). Dazu kommt bei den übrigen Wirbeltieren ein die Chorda umgebender Wirbelkörper, der die Chorda mehr oder minder vollständig verdrängt (Fig. 840). Ein *Wirbel* (Fig. 842) besteht sonach aus einem mittleren Hauptstück, dem *Wirbelkörper,* häufig mit Resten der

Chorda in seiner Achse, aus dorsalen oberen Bogen *(Neurapophysen),* zwischen denen bei niederen Fischen noch weitere Knorpelstücke, die *Intercalaria,* sich finden (Fig. 841 *b*), und unteren Bogen, die als frei abstehende *Basalstümpfe* oder als bogenförmig geschlossene *Haemapophysen* auftreten;

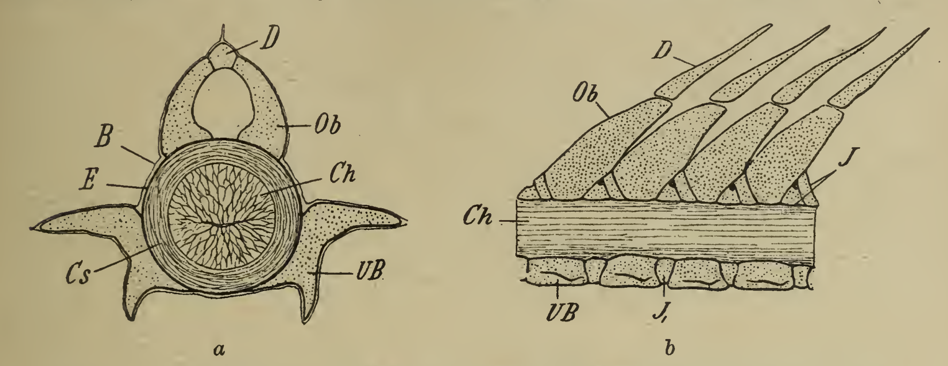


Fig. 841. Achsenskelet des Sterlets *(Acipenser ruthenus)* aus der Rumpfregion, *a* im Querschnitt, *b* Seitenansicht (Original).

Ch Chorda, *Cs* innere Chordascheide, *E* Elastica externa, *B* fibrilläres umhüllendes Bindegewebe, *Ob* obere Bogen, *UB* untere Bogen, *D* Dornfortsatz, *J J,* Intercalaria.

dem unteren Bogensystem gehören auch die *unteren Rippen* (Pleuralbogen) an. An die Neurapophysen sowie die Haemapophysen können sich unpaare Elemente, *Dornfortsätze,* anschließen, ebenso können sowohl an den oberen Bögen als auch den Wirbelkörpern noch Muskel- und Gelenk-

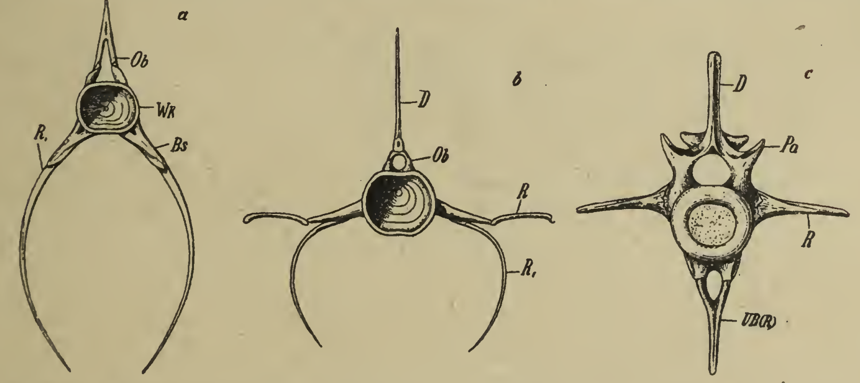


Fig. 842. *a* Rumpfwirbel vom Karpfen, *b* von *Polypterus, c* vorderer Schwanzwirbel vom Krokodil.

Wk Wirbelkörper, *Ob* oberer Bogen, *D* Dornfortsatz, *Bs* Basalstumpf, *R* obere Rippe, *R,* untere Rippe (Pleuralbogen, in *c* den unteren Bogen *(UB)* bildend), *Pa* Gelenkfortsatz (Original).

fortsätze *(Processus transversi, Pleurapophysen, Proc. articulares)* auftreten. In Verbindung mit den Wirbeln treten auch größere, in den Muskelsepten gelegene Spangen, die *Rippen,* auf. Man unterscheidet obere und untere Rippen. Die letzteren lagern längs der Coelomwand unterhalb der Seitenrumpfmuskeln und gehören dem unteren Bogensystem an; sie werden auch

als *Pleuralbogen* (Goette) bezeichnet. Die oberen Rippen lagern im horizontalen Septum zwischen dorsaler und ventraler Seitenrumpfmuskulatur. Beide Rippenbildungen kommen nebeneinander bei einigen Fischen *(Polypterus, Salmo, Clupea)* vor; sonst sind bei *Ganoiden, Teleosteern* und *Dipnoern* bloß untere Rippen vorhanden, sie schließen sich in der Schwanzregion des Körpers zu den Haemalbogen zusammen, mit Ausnahme der Teleosteer, deren Haemalbogen bloß durch die zusammengeschlossenen Basalstümpfe gebildet werden. Die Rippen der *Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel* und *Säuger* sind obere Rippen; untere Rippen erhalten sich hier in den Haemalbogen der Schwanzwirbel (Fig. 842 *c*).

Die Gliederung des Achsenskelets entspricht der Körpergliederung. Zunächst erscheint überall im Zusammenhange mit der Entwicklung des Gehirns und der Hauptsinnesorgane und mit dem hier gelegenen Eingangs-

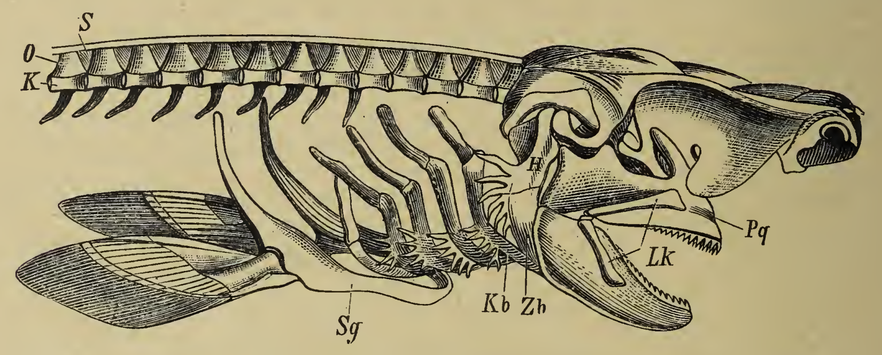


Fig. 843. Kopf und vorderer Abschnitt der Wirbelsäule von *Squalus (Acanthias)* (nach Carus und Otto, aus Owen).

K Wirbelkörper, *O* oberer Bogen, *S* Schaltstück (Intercalare), *Pq* Palatoquadratum, *Lk* Lippenknorpel, *H* Hyomandibulare, *Zb* Zungenbeinbogen, *Kb* Kiemenbogen, *Sg* Schultergürtel.

abschnitt des Darmkanales der vorderste Teil des Achsenskelets in Fortsetzung der Wirbelkörper und der oberen Bogen zum *Schädel* ausgebildet, an dessen Ventralseite sich Skeletbogen *(Visceralbogen)* in der Wand des Vorderdarmes anschließen, von denen die vorderen als Kiefer den Mundeingang umgrenzen, die hinteren als Zungenbein- und Kiemenbogen fungieren. Beide Skeletteile zusammen bilden das *Kopfskelet* (Fig. 843). An dem hinter dem Kopfe folgenden Achsenskelet lassen sich zwei Regionen unterscheiden, die Rumpfregion mit rippentragenden Wirbeln zur Umgürtung der die Eingeweide bergenden Coelomhöhle und die durch die Lage des Afters nach vorn abgegrenzte Schwanzregion mit kanalartig geschlossenen unteren Bogen (Haemalbogen) an ihren Wirbeln. Diese einfachste Gliederung findet sich bei den Fischen. Durch die mächtigere Entfaltung der paarigen Extremitäten und ihre festere Verbindung mit dem Achsenskelete tritt in der Rumpfregion eine weitere Gliederung in drei bis vier Regionen ein. Da die hintere Extremität die Hauptstütze des Leibes ist und vornehmlich die Propulsivkraft erzeugt, erscheint zunächst ihr

Gürtel meist unbeweglich mit einem Abschnitte der Wirbelsäule verschmolzen, welcher sich durch die feste Verbindung seiner Wirbel auszeichnet (Fig. 844). Diese zwischen Rumpf und Schwanz gelegene Grenzregion, die *Kreuzbein-* oder *Sakralregion*, ist anfangs nur durch einen einzigen (Amphibien), dann durch zwei (Reptilien) (Fig. 845) und bei den höheren Vertebraten durch eine größere Zahl von Wirbeln gebildet, deren Querfortsätze besonders mächtig werden und sich mittels der zugehörigen Rippenanlagen mit dem Darmbein des Extremitätengürtels fest verbinden. Durch die Verbindung der vorderen Extremität mit dem Rumpf tritt auch am vorderen Abschnitte eine festere Region auf, deren Rippen nicht nur durch besondere Länge, sondern durch den festen Anschluß an ein in der Medianlinie der Ventralseite auftretendes System von Knorpel- oder Knochenstücken (Brustbein, *Sternum*) ausgezeichnet sind (Brustregion, *Thorax*). So bleibt zwischen Thorax und Kopf einerseits und Thorax und Sacrum andererseits eine beweglichere Region eingeschoben; der die Brust mit dem Kopfe verbindende Abschnitt, der *Hals*, besitzt meist eine große Verschiebbarkeit seiner Wirbel, an denen noch Rippenreste erhalten bleiben, während die hinter der Brust folgende *Lendenregion (Lumbalregion)* durch die Größe ihrer Querfortsätze, zugleich aber auch durch eine größere Beweglichkeit ihrer Wirbel ausgezeichnet, der Rippen gewöhnlich entbehrt.

Am Kopfskelet unterscheidet man den dorsalen *Schädel (Cranium)*, dem sich ventral das *Visceralskelet* anschließt. Die Beziehung des Schädels zur Wirbelsäule hat zur Annahme einer Zusammensetzung des Schädels aus 3—4 Wirbeln geführt. Gegen diese Goethe-Okensche Wirbeltheorie wurden zuerst von Huxley und Gegenbaur wesentliche Einwürfe erhoben. Die auf die Zahl der Visceralbögen und die Verhältnisse der Kopfnerven basierte Auffassung letzterer

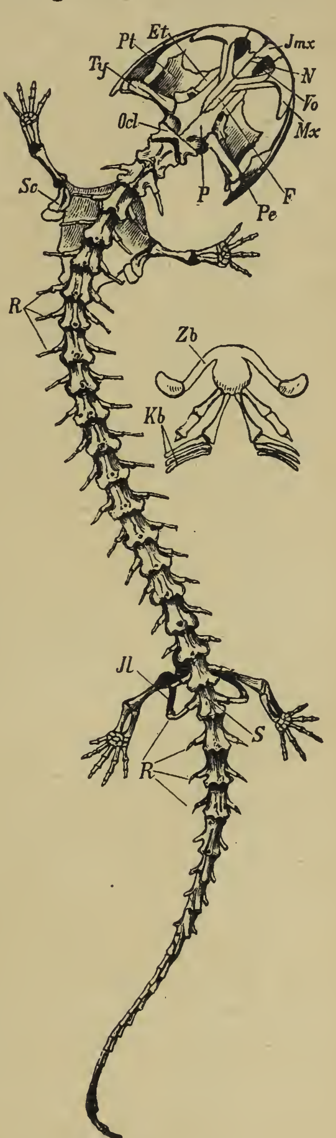


Fig. 844. Skelet von *Cryptobranchus (Menopoma) alleghaniensis.*

Ocl Occipitale laterale, *P* Parietale, *F* Frontale, *Ty* Tympanicum, *Pe* Prooticum, *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *N* Nasale, *Vo* Vomer, *Et* Os en ceinture, *Pt* Pterygoideum, *Sc* Schultergürtel, *Jl* Beckengürtel, *S* Sacralwirbel, *R* Rippen. Zungenbeinbogen *(Zb)* und Kiemenbogen *(Kb)* desselben.

Forscher sowie spätere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen haben ergeben, daß die Gliederung des knöchernen Wirbeltierschädels nicht als Ausgangspunkt genommen werden kann und nichts mit der Metamerie des Kopfes und dem Aufbau des Schädels aus Wirbeln zu tun hat. Die Zahl der in die Bildung des Kopfes eingegangenen Metameren (Mesodermsegmente) wird meist als 9—10 angenommen. Was speziell die Zusammensetzung des Schädels aus Wirbeln anbelangt, so ist nur die Occipitalregion nachweisbar aus der Umwandlung von Wirbelanlagen hervorgegangen. Bei den *Cyclostomen* erscheinen letztere noch als Bogenelemente gesondert; der Cyclostomenschädel entbehrt somit der Occipitalregion und schließt mit der Ohrkapsel ab (daher die Cyclostomen von Gegenbaur auch als *Hemicranier* bezeichnet werden).

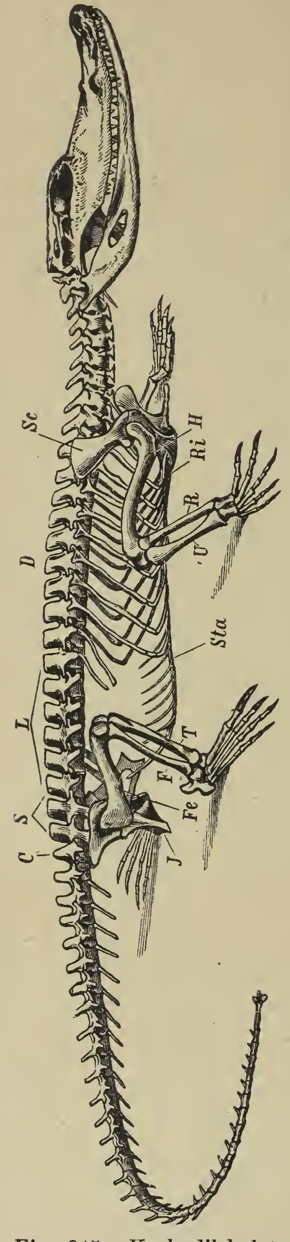


Fig. 845. Krokodilskelet. *D* Brustregion, *L* Lumbalregion, *S* Sacralregion, *Ri* Rippen, *Sc* Scapula, *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *Sta* Sternum abdominale, *Fe* Femur, *T* Tibia, *F* Fibula, *J* Os ischii, *C* 1. Caudalwirbel.

Die nächste Stufe des Schädels zeigt das einheitliche Knorpelcranium der *Selachier* (Fig. 843), welches bereits eine Occipitalregion besitzt und in dieser basal von der Chorda dorsalis durchsetzt wird. Mit demselben stimmt im wesentlichen das embryonale Primordialcranium der höheren Wirbeltiere überein, denen im ausgebildeten Zustande ein knöchernes Schädelskelet zukommt. Das Knorpelcranium läßt anknüpfend an die Cyclostomen (Fig. 863) im Vorderabschnitte drei Regionen unterscheiden, die zu den drei Hauptsinnesapparaten in Beziehung stehen, die Ethmoidalregion mit der Grube zur Aufnahme des Riechorgans, die Orbitalregion mit der Augenhöhle und die Region der Gehörkapsel mit dem Labyrinthe, an die sich hinten die Occipitalregion anschließt. Diese Regionengliederung kehrt beim knöchernen Schädel wieder. Die an letzterem zu unterscheidenden Knochen entstehen entweder durch Verknöcherung des Primordialknorpels, beziehungsweise vom Perichondrium aus, oder leiten sich von der Haut entstammenden, auf die Placoidschuppen der Selachier zurückzuführenden Deckknochen her, welche sich dem Knorpelcranium anlegen und die knorpeligen Teile mehr und mehr verdrängen (Fig. 846).

Entsprechend der Gliederung des Schädels in vier Regionen lassen sich vier Hauptgruppen von

Knochen unterscheiden. In der Hinterhauptsregion liegen im Umkreise des Hinterhauptloches (Foramen occipitale magnum) basal das *Basioccipitale*, lateral die *Occipitalia lateralia*, dorsal das *Supraoccipitale*. In der Region des Labyrinths finden sich die Otica *(Prooticum, Opisthoticum, Epioticum* oder *Exoccipitale)*, in der Orbitalgegend die Sphenoidalia oder Keilbeine, basal das *Basisphenoideum* und *Praesphenoideum*, lateral *Alisphenoideum* und vor demselben das *Orbitosphenoideum;* in der Ethmoïdalregion das Siebbein *(Ethmoideum)*, lateral davon das paarige *Ethmoideum laterale* oder

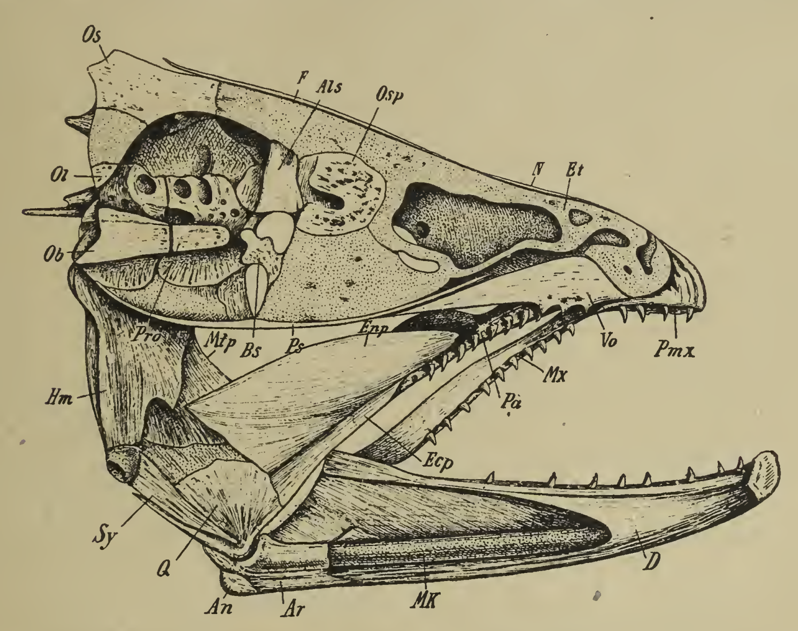


Fig. 846. Kopfskelet vom *Salmo salar* im Medianschnitt (nach Bruch), die knorpeligen Teile punktiert.

Ob Basioccipitale, *Ol* Occipitale laterale, *Os* Supraoccipitale, *Pro* Prooticum, *Bs* Basisphenoideum, *Als* Alisphenoideum, *Osp* Orbitosphenoideum, *F* Frontale, *Et* Ethmoidaler Knorpel, *N* Supraethmoideum, *Ps* Parasphenoideum, *Hm* Hyomandibulare, *Sy* Symplecticum, *Q* Quadratum, *Mtp* Metapterygoideum, *Ecp* Ecto-, *Enp* Entopterygoideum, *Pa* Palatinum, *Vo* Vomer, *Mx* Maxillare, *Pmx* Intermaxillare, *D* Dentale, *Ar* Articulare, *An* Angulare, *Mk* Meckelscher Knorpel (knorpelige Unterkieferanlage).

Praefrontale. Dazu kommen Deckknochen, an der Dorsalseite das Scheitelbein *(Parietale)*, Stirnbein *(Frontale)*, ferner *Postfrontale* und *Squamosum*, in der Ethmoidalregion das *Nasale;* an der Ventralseite *Parasphenoideum* und *Vomer*. Durch Verschmelzung kann die Zahl der Schädelknochen eine geringere werden.

Das ventral dem Schädel angelagerte Visceralskelet umspannt den Eingang des vordersten Darmabschnittes. Es besteht aus einer Anzahl metamerer Bogen. Im Knorpelskelet, wie dauernd bei Selachiern (Fig. 843), zeigt dasselbe von vorn nach hinten zunächst Lippenknorpel, dann folgt der Kiefergaumenbogen, der sich in zwei Stücke, ein dorsales, den Oberkiefergaumenapparat *(Palatoquadratum)* und ein ventrales, den *Unterkiefer*

gliedert. Das dorsale Stück des folgenden Bogens, der Kieferstiel *(Hyomandibulare)*, vermittelt die Befestigung des Kiefergaumenapparates am Schädel, der ventrale Teil stellt das Zungenbein *(Hyoideum)* vor; sodann folgen meist fünf gegliederte *Kiemenbogen* als Stütze der Kiemenspalten, die ebenso wie die Zungenbeinbogen median durch unpaare Stücke *(Copulae)* vereinigt sind.

Am knöchernen Visceralskelet tritt der Kiefergaumenapparat mit dem Schädel in innigere Verbindung. Das Palatoquadratum weist im Falle der Ossifikation eine Anzahl, eine äußere und innere Reihe von Knochenstücken auf, in ersterer Jochbein *(Jugale)*, Oberkiefer *(Maxillare)* und Zwischenkiefer *(Praemaxillare* oder *Intermaxillare)*, in letzterer *Quadratum* zur Einlenkung des Unterkiefers, Flügelbeine *(Pterygoidea)* und Gaumenbein *(Palatinum)* (Fig. 846). Diese Knochenreihen bilden die obere Decke der Mundhöhle. Auch der untere ursprüngliche einfache Knorpelbogen (Meckelsche Knorpel) des Unterkiefers *(Mandibula)* wird jederseits durch eine Anzahl Knochen verdrängt *(Articulare, Angulare* und *Dentale* u. a.), von denen das meist zahntragende Dentale den größten Umfang gewinnt. Von den genannten Knochenstücken sind Maxillaria, Pterygoidea, Palatinum sowie Dentale als Deckknochen im Zusammenhang mit Zahnbildungen entstanden. Auch Zungenbein und Kiemenbogen erweisen sich am knöchernen Skelet aus einer Anzahl von Knochenstücken aufgebaut. Dieser ganze Apparat ist bei den durch Kiemen atmenden Wirbeltieren am vollständigsten entwickelt, verkümmert aber bei den am Lande lebenden Vertebraten mehr und mehr bis auf geringe Reste (Zungenbein mit den beiden Hörnern).

Im Extremitätenskelet zeigt sich die Verschiedenheit zwischen Fischflosse und pentadaktylem Fuß. An demselben unterscheidet man den *Gürtel* als Verbindungsteil mit dem Rumpfe und die freie Extremität. Der Gürtel bleibt entweder eine einfache Spange (Fig. 843) oder gliedert sich in mehrere Stücke (Fig. 845). Der Gürtel der Vordergliedmaße, der Schultergürtel, besteht in letzterem Falle in der Regel aus drei Stücken, dem dorsalen Schulterblatt *(Scapula)* und zwei ventralen hintereinander gelegenen Bogenstücken, dem *Procoracoideum* (mit dem als Hautknochen über ihm entstandenen Schlüsselbein oder *Clavicula)* und dem *Coracoideum;* der Gürtel der Hinterextremität, der Beckengürtel, ebenfalls aus drei Elementen, dem Darmbein *(Os ilium)*, welches die Verbindung mit dem Kreuzbein herstellt, dem Schambein *(Os pubis)* und dem Sitzbein *(Os ischii)*, welche beide den ventralen Schluß vermitteln.

Was die freie Extremität anbelangt, so besteht das Skelet der fächerförmigen, in toto am Gürtelgelenk beweglichen Fischflosse (Ichthyopterygium), wie es sich bei *Selachiern* (Fig. 847 *a*) in ursprünglicher Form zeigt, aus einem Basale mit einer größeren Zahl peripheriewärts sich anschließender Seitenstrahlen. Dazu können noch weitere zwei Basalia mit Seitenstrahlen auftreten. Dann unterscheidet man an dem Selachierflossenskelet drei Abschnitte als *Metapterygium, Mesopterygium* und *Propterygium.* An

die Seitenstrahlen schließen sich peripheriewärts noch von der Haut aus entstandene sog. Hornfäden in dem Flossensaume an. In der Reihe der Fische zeigt das primäre Stammskelet der Extremität eine weitgehende Reduktion, während das sekundäre Hautskelet des Flossensaumes, die Flossenstrahlen, eine größere Entfaltung erfährt. Im Gegensatze zum Ichthyopterygium erscheint die pentadaktyle Extremität (Chiridium) säulenförmig entwickelt, in ihren einzelnen Abschnitten gelenkig, und weist eine geringe bestimmte Zahl von Skeletstücken auf, die allerdings infolge von Verwachsung oder Rückbildung eine Reduktion erfahren können. Am

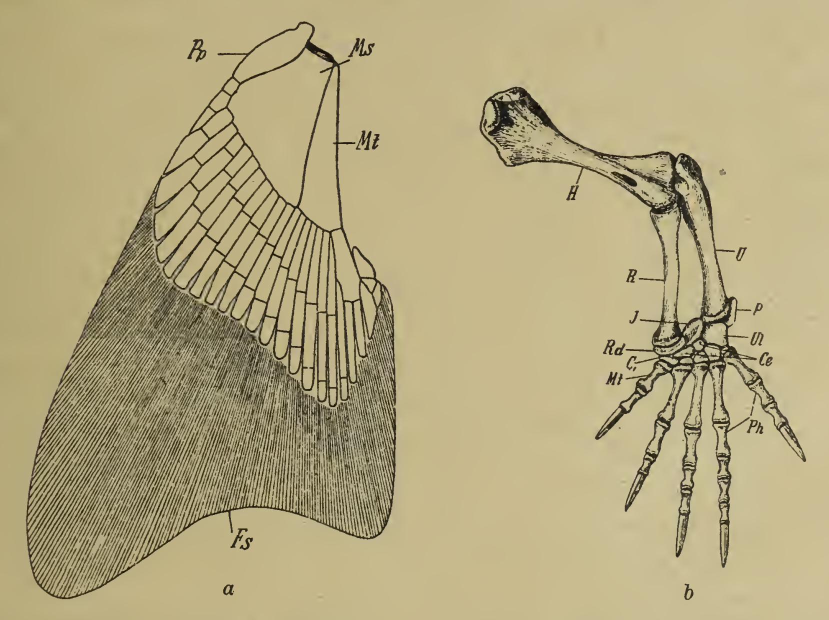


Fig. 847. *a* Skelet der linken Brustflosse von *Squalus acanthias*, Dorsalansicht (Original). *Pp* Propterygium, *Ms* Mesopterygium, *Mt* Metapterygium, *Fs* Flossensaum mit den Hornfäden.

b Skelet der linken Vorderextremität von *Sphenodon* (Original). *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *Rd* Radiale, *J* Intermedium, *Ul* Ulnare, *P* Pisiforme, *Ce* Centralia, *C,* erstes der 5 Carpalia, *Mt* Metacarpalia, *Ph* Phalangen.

Chiridium (Fig. 847 *b*) unterscheidet man einen Stamm, die *Extremitätensäule,* und den reicher gegliederten Endabschnitt, die *Extremitätenspitze.* Das Skelet der Extremitätensäule wird durch lange Röhrenknochen gebildet und setzt sich aus zwei Abschnitten zusammen, aus dem Oberarm *(Humerus),* dem Oberschenkel *(Femur)* und dem Unterarm und Unterschenkel, welch letztere aus zwei nebeneinander liegenden Röhrenknochen bestehen *(Radius, Ulna—Tibia, Fibula).* Der terminale Abschnitt der Extremität, welcher sich durch eine größere Zahl von meist fünf der Länge nach nebeneinander liegenden Elementen auszeichnet, die Hand, beziehungsweise der Fuß, besteht aus der Handwurzel *(Carpus)* und Fußwurzel *(Tarsus),* in denen eine proximale und distale Reihe von Knöchelchen sowie ein bis zwei Centralia

bei voller Ausbildung zu unterscheiden sind, sodann aus der Mittelhand *(Metacarpus)*, beziehungsweise dem Mittelfuß *(Metatarsus)*, und endlich aus den in *Phalangen* gegliederten Fingern und Zehen.

Das Zentralnervensystem hat seine Lage in der von den dorsalen Skeletbogen gebildeten Rückenhöhle und läßt einen hinteren, längeren, strangförmigen Abschnitt *(Rückenmark)* und den vorderen vergrößerten und weiter differenzierten Abschnitt als *Gehirn* unterscheiden (Fig. 850). Hirn und Rückenmark gehen aus derselben Anlage, dem Medullarrohr, hervor. Im Innern wird das Rückenmark von einem engen Kanal *(Zentralkanal)* durchsetzt, der sich in die Hohlräume des Gehirnes (Hirnhöhlen) fortsetzt (Fig. 849). Das Gehirn erscheint als Träger der geistigen Fähigkeiten und als Zentralorgan der Sinneswerkzeuge, während das Rückenmark die vom Gehirn übertragenen Reize fortleitet und insbesondere die Reflexbewegungen vermittelt, indessen auch Zentralherde gewisser Erregungen enthält. Die Masse des Gehirns und des Rückenmarks nimmt mit der höheren Lebensstufe fortschreitend zu, doch in ungleichem Verhältnisse, indem das Gehirn sehr bald das Rückenmark überwiegt. Die niederen Wirbeltiere besitzen ein relativ kleines Gehirn, dessen Masse von der des Rückenmarkes bedeutend übertroffen wird, die höheren Typen dagegen zeigen das umgekehrte Verhältnis um so entschiedener ausgeprägt, je mehr sich ihre Organisations- und Lebensstufe erhebt. So verschieden sich Form und Bildung des Gehirns darstellen, so lassen sich doch genetisch überall drei primäre Hirnblasen (Fig. 848) unterscheiden, aus denen die fünf Hirnabschnitte des entwickelten Tieres (Fig. 849) hervorgehen. Die vordere Hirnblase (prächordaler Hirnabschnitt) gliedert sich in das Großhirn *(Telencephalon, Cerebrum)*, an welchem lateral die paarigen *Hemisphären* hervortreten, und in das Zwischenhirn *(Diencephalon)*, dessen Seitenteil der Sehhügel *(Thalamus opticus)* bildet und das den III. Ventrikel enthält. An dem dünnwandigen Mittelteil des Großhirnes bildet sich eine schlauchförmige Ausstülpung seiner Dorsalwand, die *Paraphyse*, welche aber bei vielen Vertebraten später eine Rückbildung erfährt. Vor dem Ursprung der Paraphyse stülpt sich die

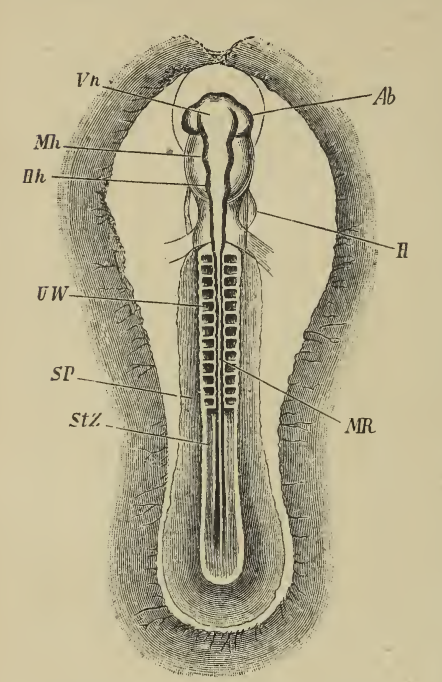


Fig. 848. Embryo des Huhnes vom Ende des zweiten Tages (nach Kölliker).

Vh Vorder-, *Mh* Mittel-, *Hh* Hinterhirnblase, *Ab* Augenblasen, *MR* Medullarrohr, *UW* Urwirbel, *StZ* Urwirbelplatten (Mittelplatte), *SP* Seitenplatten des Mesoderms, *H* Herz.

dünne Dorsalwand in Verbindung mit der gefäßreichen inneren Hirnhaut in den III. Ventrikel und die beiden Ventrikel der Hemisphären hinein, einen sog. Plexus chorioideus bildend. Am Zwischenhirn finden sich an seiner dünnen Dorsalwand der obere Hirnanhang *(Zirbel, Corpus pineale, Epiphysis cerebri)*, der bei *Petromyzon* augenartig ausgebildet ist, und vor demselben bei einigen niederen Vertebraten *(Cyclostomen, Teleosteer, Sphenodon, Lacertilier)* das *Parietalorgan (Parapinealorgan)*, das sich bei *Sphenodon* und den meisten *Lacertiliern* als rudimentäres unpaares Auge (Parietalauge) entwickelt. Ventral vertieft sich die Wand des Zwischenhirns zum *Infundibulum* mit dem unteren Hirnanhang *(Hypophysis cerebri)*, dessen dorsaler Abschnitt aus dem Infundibulum hervorgeht, dessen ventraler Teil (Hypophysis im engeren Sinne) ursprünglich mit dem Geruchsorgan, wie noch

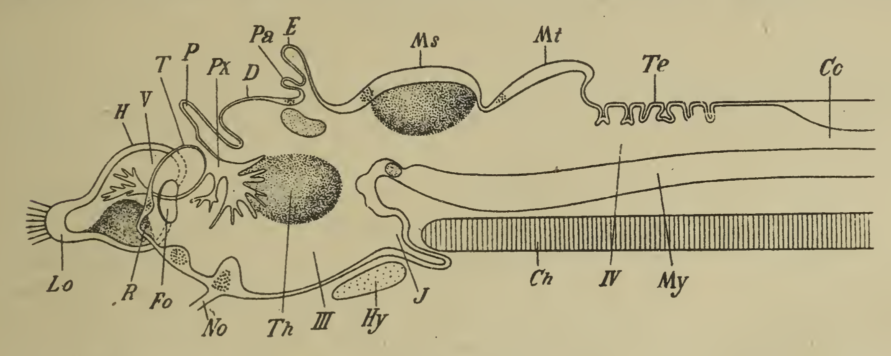


Fig. 849. Schema des Vertebratenhirns im Sagittalschnitt mit rechter Hemisphäre (nach Bütschli).

Cc Canalis centralis des Rückenmarkes, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Diencephalon, *E* Epiphysis, *Fo* Kommunikation des dritten Ventrikels mit dem Ventrikel der Hemisphäre (Foramen Monroi), *H* Hemisphäre des Telencephalons, *Hy* Hypophysis, *J* Infundibulum, *Lo* Lobus olfactorius, *Ms* Mesencephalon, *Mt* Metencephalon, *My* Myelencephalon, (Medulla oblongata), *No* Nervus opticus, *P* Paraphysis, *Pa* Parietalorgan, *Px* Plexus chorioideus ventriculi tertii, *R* Recessus neuroporicus (die Verschlußstelle des Neuroporus bezeichnend), *T* Telencephalon, *Te* Tela chorioidea ventriculi quarti, *Th* Thalamus opticus, *V* Ventrikel der Hemisphäre (Ventriculus lateralis), *III* dritter, *IV* vierter Ventrikel.

bei *Cyclostomen* (Fig. 852), der Anlage nach verbunden ist, bei den übrigen Vertebraten jedoch ontogenetisch von der Anlage des Geruchsorganes getrennt, sich von der Mundbucht ableitet. Die mittlere Hirnblase wird zum *Mittelhirn (Mesencephalon)* oder der *Vierhügelmasse (Corpora quadrigemina)*, während die hintere Hirnblase wieder zwei Abschnitte, das *Hinterhirn (Metencephalon)* oder *Kleinhirn (Cerebellum)* und das *Nachhirn (Myelencephalon)* oder *verlängerte Mark (Medulla oblongata)* mit der *Rautengrube (Fossa rhomboidalis)* liefert, deren dorsale Bedeckung durch ein dünnes Epithel gebildet wird, das in Verbindung mit der gefäßreichen inneren Hirnhaut die *Tela chorioidea ventriculi quarti* vorstellt.

Aus dem Rückenmark entspringen paarige Nerven (Fig. 86, 850) in der Weise, daß zwischen je zwei Wirbeln in metamerer Anordnung ein Nervenpaar *(Spinalnerven)* mit einer ventralen motorischen und einer dorsalen vorwiegend sensiblen Wurzel hervortritt. Im Verlaufe der dorsalen

Wurzel findet sich ein *Spinalganglion.* Beide Wurzeln vereinigen sich zu einem Nervenstamme, der sich in einen gemischtnervigen dorsalen und ventralen sowie in einen von letzterem abgehenden Visceralast spaltet, welcher zum sympathischen Nervensystem sich verbindet. Nur bei *Petromyzon* bleiben die beiden aus dem Rückenmark entspringenden Wurzeln getrennt. Die zu den Extremitäten tretenden Spinalnerven bilden Geflechte (Plexus); entsprechend dem Austritt dieser stärkeren Nerven zeigt das Rückenmark häufig Anschwellungen.

Fig. 850. Hirn und Rückenmark einer Taube.

H Großhirn, *Cb* Vierhügel, *C* Cerebellum oder Kleinhirn, *Mo* Medulla oblongata, *Sp* Spinalnerven.

Was die vom Gehirn entspringenden Nerven betrifft, so unterscheidet man im allgemeinen zwölf Hirnnerven in der Reihenfolge von vorn nach hinten: *Olfactorius, Opticus, Oculomotorius, Trochlearis, Trigeminus, Abducens, Facialis, Acusticus, Glossopharyngeus, Vagus, Accessorius Willisii* und *Hypoglossus. Olfactorius* und *Opticus* stehen den übrigen Hirnnerven insofern gegenüber, als sie Vorstülpungen des Gehirns vorstellen, während die übrigen Hirnnerven auf Spinalnerven zurückzuführen sind.

Außer dem cerebrospinalen Nervensystem unterscheidet man ein gesondertes Eingeweidenervensystem *(Sympathicus).* Es besteht aus einer Reihe von Ganglien, welche, zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelegen, mit den Spinalnerven und den spinalnervenartigen Hirnnerven durch *Rami communicantes* zusammenhängen und mit Ausnahme der *Cyclostomen* und *Elasmobranchier* auch untereinander durch Längskommissuren verbunden sind (Fig. 86). Sie bilden im letzteren Falle den sog. Grenzstrang des Sympathicus *(Truncus sympathicus).* Die Ganglien entsenden Nerven nach den Eingeweiden, an denen reiche Geflechte mit eingeschobenen Ganglien gebildet werden.

Die Sinnesorgane schließen sich nach ihrer Lage in folgender Reihenfolge an. Zuerst das *Geruchsorgan* als paarige (bei *Cyclostomen* unpaare), oberhalb des Mundes gelegene Sinnesgruben, welche in Vertiefungen, die Nasenhöhlen, zu liegen kommen, die bei den mittels Lungen atmenden Vertebraten durch hintere Öffnungen (Choanen) mit der Mundhöhle kommunizieren und zugleich zur Ein- und Ausleitung des Luftstromes in die Lungen dienen. Bei den durch Kiemen atmenden Wasserbewohnern ist dagegen die Nasenhöhle mit seltenen Ausnahmen *(Myxinoiden)* hinten geschlossen. Der Olfactorius entspringt jederseits am

Vorderhirn meist in Form eines besonderen *Lobus olfactorius.* Eine ventral von der Nasenhöhle sich abkammernde und schließlich in die Mundhöhle mündende Nebennasenhöhle *(Jacobsonsches Organ)* findet sich bei Amphibien, den meisten Reptilien und den Säugetieren vor. Als zweites Hauptsinnesorgan folgen sodann die paarigen Augen, die nach dem Typus des inversen Blasenauges aufgebaut sind (vgl. pag. 155, Fig. 117). Die beiden Sehnerven bilden eine Überkreuzung *(Chiasma)*; ihr Ursprung liegt im Zwischen- und Mittelhirn. Ganz allgemein tritt ein statisches Organ auf, von dem aus sich bei am Lande lebenden Formen das Gehörorgan entwickelt. Es erscheint als kompliziert gestaltete Stato-, beziehungsweise Otocyste (sog. *häutiges Labyrinth*) (vgl. pag. 147, Fig. 103—105) und gehört durch den Ursprung seines (auf die sensible Wurzel eines spinalnervenartigen Hirnnerven zurückführbaren) Nerven dem Nachhirne an. Die Geschmacksorgane liegen als Sinnesknospen (Schmeckbecher) (Fig. 98) in der Mundhöhle und werden von einem spinalnervenartigen Hirnnerven, *Glossopharyngeus,* versorgt. Als Tastorgane treten über die Haut verbreitet verschieden entwickelte Tast- und Kolbenkörperchen auf, die von Spinalnerven versorgt werden; zu den Tastorganen gehören auch die Sinnesknospen der im Wasser lebenden Vertebraten (vgl. pag. 139—141, Fig. 90—93).

Die Bewegung des Körpers erfolgt durch die Seitenrumpfmuskulatur, die wie bei den Acraniern eine axiale und metamerische ist und sich aus der dem Achsenskelete anliegenden Wand des Urwirbels entwickelt (Fig. 838). Die Extremitätenmuskeln sind Derivate der Seitenrumpfmuskulatur. Die Urwirbelhöhle *(Myocoel)* schwindet.

Das *Splanchnocoel* trennt sich zunächst in einen Pericardialraum, in dem das Herz liegt, und eine größere hintere Pleuroperitonealhöhle; nur bei den *Myxinoiden* bleibt der Pericardialraum zeitlebens mit der Pleuroperitonealhöhle in Kommunikation. Bei den *Säugern* trennen sich überdies die vorderen Teile der Pleuroperitonealhöhle, welche die Lunge enthalten, mit der Ausbildung des Zwerchfells *(Diaphragma)* als *Pleuralräume* von dem hinteren, die übrigen Eingeweide enthaltenden Peritonealraum ab. Die Pleuroperitonealhöhle steht bei *Cyclostomen,* manchen Fischen und bei Krokodilen durch besondere Poren *(Pori abdominales)* hinten mit der Außenwelt in Kommunikation.

Der Darmkanal stellt sich als ein Rohr dar, welches am Vorderende etwas ventral am Kopfe mit der Mundöffnung beginnt und an der Basis der Schwanzregion ebenfalls bauchständig durch den After nach außen mündet. In der Regel übertrifft der Darmkanal die Länge vom Mund zum After sehr bedeutend und bildet daher mehr oder minder zahlreiche Windungen. In seinem Verlaufe innerhalb der Coelomhöhle erscheint er mittels eines unterhalb der Wirbelsäule entspringenden Mesenteriums suspendiert. Die Mundöffnung führt in die Mundhöhle, an deren Boden sich die Zunge erhebt. Die Mundhöhle wird von den als Oberkiefergaumen-

apparat und Unterkiefer bekannten Skeletbogen begrenzt, von denen der Unterkiefer stets kräftige Bewegungen gestattet, während die Teile des Oberkiefergaumenapparates mehr oder minder fest untereinander und mit dem Schädel verbunden sind. Gewöhnlich sind die Kiefer mit Zähnen bewaffnet, die als von einem dünnen Schmelzoberhäutchen oder von verkalktem Schmelz, einer Epidermoidalbildung, überkleidete verknöcherte Papillen (Dentin) der Mundschleimhaut sich als Homologa der Placoidschuppen erweisen (Fig. 851). Während bei den niederen Vertebraten Zähne an allen die Mundhöhle begrenzenden Knochen auftreten können und das ganze Leben hindurch ein steter Zahnersatz stattfindet, sind bei den Säugetieren die Zähne auf Ober- und Unterkiefer und einen einmaligen Wechsel beschränkt. Nicht selten fallen die Zähne vollkommen hinweg; sie sind dann durch eine hornige Umkleidung der scharfen Kieferränder (Schnabel bei Vögeln, Schildkröten) oder andere Hornbildungen (Barten der Wale, Hornplatten) ersetzt. Der auf die Mundhöhle folgende erste Darmabschnitt gliedert sich in den *Pharynx*, welcher bei den im Wasser lebenden Vertebraten als Kiemendarm fungiert, die Speiseröhre und den Magen, der aber auch zuweilen fehlen kann. Nun folgt der Dünndarm, dessen Anfangsstück (*Duodenum*) durch die Einmündung von Pankreas und Leber bezeichnet wird; er zeichnet sich nicht bloß durch seine bedeutende Länge aus, indem gerade dieser Abschnitt in Windungen zusammengelegt ist, sondern auch durch das Auftreten von inneren Falten und Zöttchen, welche die resorbierende Oberfläche bedeutend vergrößern. Der Endabschnitt, Enddarm, hebt sich meist durch Weite und kräftige Muskulatur ab und kann in Dickdarm *(Colon)* und Mastdarm *(Rectum)* gegliedert sein (Fig. 131).

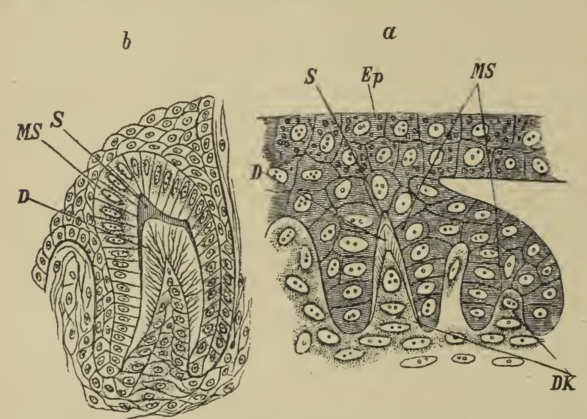


Fig. 851. Die Entwicklung des Zahnes von *Molge (Triton)* (nach O. Hertwig).
a Die ersten Stadien der Zahnentwicklung, rechts die erste Anlage, *b* späteres Entwicklungsstadium. *DK* Dentinkeim (Cutispapille), *MS* Schmelzorgan (Epithelscheide), *D* Dentin, *S* Schmelz, *Ep* Mundhöhlenepithel.

Von Anhangsdrüsen finden sich die in die Mundhöhle einmündenden *Speicheldrüsen*, welche jedoch bei vielen Wassertieren verkümmern, beziehungsweise ganz hinwegfallen, ferner am Anfange des Dünndarmes *Pankreas* und *Leber*. Genetisch ist zu den Anhangsdrüsen des Darmes auch die *Schilddrüse (Thyroidea)* und das *Bries (Thymus)* zu rechnen, welche bei den ausgewachsenen Vertebraten Drüsenkörper ohne Ausführungsgang vorstellen und in der Gegend des Kiemendarmes oder

weiter hinter demselben ihre Lage haben. Die Thyreoidea entwickelt sich aus einer medianen ventralen Rinne des Kiemendarmes (Fig. 852); sie ist ein Homologon des Endostyls der Tunicaten und der Hypobranchialfurche von *Branchiostoma*. Die Thymus wird stets paarig angelegt und entsteht aus den dorsalen, bei Säugern ventralen Teilen des Kiemenspaltenepithels. Bei erwachsenen Tieren erleidet die Thymus eine verschieden weit gehende Rückbildung.

Besondere Respirationsorgane finden sich überall vor, und zwar *Kiemen* oder *Lungen*. Die Kiemen entwickeln sich meist als lanzettförmige Blättchen an hinter dem Kieferbogen folgenden, von Visceralbögen gestützten *Kiemenspalten*, welche vom Pharynx nach außen führen und von denen bei Fischen 5—7 jederseits auftreten (Fig. 852). Von der äußeren

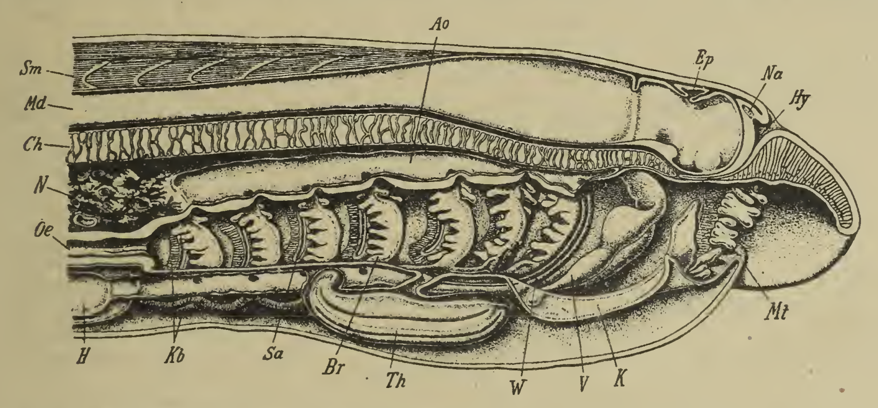


Fig. 852. Medianschnitt durch den Vorderkörper eines jungen Querders *(Ammocoetes)* (nach Dohrn).

Mt Mundtentakel, *V* Velum, *K* Kiel der Unterlippe, *W* Pseudobranchialrinne, *Th* Thyreoidea, *Br* Kiemen, *Sa* äußere Kiemenöffnung, *Kb* Kiemenbogenknorpel, *H* Herz, *Oe* Oesophagus, *N* Kopfniere (Vorniere), *Ch* Chorda, *Md* Medullarrohr, *Sm* Seitenrumpfmuskeln, *Ao* Aorta descendens, *Ep* Epiphysis des Gehirns, *Na* Geruchsorgan, *Hy* Hypophysis cerebri.

Seite her werden die Kiemenspalten oft von einer Hautduplikatur (Kiemendeckel) überragt, an dessen unterem oder hinterem Rande ein Spalt zum Ausfließen des Atemwassers aus dem Kiemenraum freibleibt. Indessen können die Kiemen auch als verästelte Anhänge frei hervorragen *(Amphibien)*. Mit dem Übergang zum Landleben tritt eine allmähliche Reduktion der Kiemenspalten und ein Ausfall der Kiemen ein. Bei den *Amphibien*, welche zeitlebens oder wenigstens in der Jugend im Wasser leben, sind die Kiemenspalten noch, wenn auch zuweilen der Zahl nach reduziert erhalten und Kiemen ausgebildet. Bei den *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugern*, welche Landtiere sind, treten die Kiemenspalten, jedoch ohne mehr Kiemen zu entwickeln und ohne stets nach außen durchzubrechen, nur im Embryonalleben und als reduzierte Gebilde (Fig. 853) auf, die später bis auf die vorderste zum Gehörapparat in Beziehung getretene Spritzlochspalte, aus der die Paukenhöhle und Tuba auditiva (Eustachii) hervorgehen, vollständig schwinden. Die in der ganzen Wirbeltierreihe zu verfolgende

Reduktion des Kiemenapparates erfolgt von hinten her. Die Lungen sind Säcke, die sich aus der ventralen Wand des Pharynx entwickeln. Ein gleichwertiges Organ findet sich bei Fischen, hier jedoch in der Regel in dorsaler Lage und als *Schwimmblase* funktionirend. In ihrer einfachsten Form stellen die Lungen zwei mit Luft gefüllte Säcke vor, welche sich mittels eines gemeinsamen klaffenden Luftganges (Luftröhre, *Trachea)* in der Tiefe der Rachenhöhle in den Schlund öffnen (Fig. 134). Die Wandung der Lungensäcke trägt die respiratorischen Capillargefäße und erschein. meist infolge auftretender Falten und sekundärer Erhebungen zur Herstellung einer großen Oberfläche als ein schwammiges, von Röhren durchsetztes Organ. Beide Lungen erstrecken sich oft tief in die Pleuroperitonealhöhle hinein, bleiben aber bei den höheren Vertebraten auf den vorderen Abschnitt derselben beschränkt, welcher als Brusthöhle durch eine Querscheidewand (Zwerchfell) von dem hinteren Abschnitte (Bauchhöhle) mehr oder minder vollständig abgegrenzt sein kann. Am Eingange der in die Lungen führenden Luftwege verbindet sich mit dem Respirationsorgane das *Stimmorgan,* zu dessen Bildung meist der obere Abschnitt der Luftröhre als Kehlkopf *(Larynx)* umgestaltet ist.

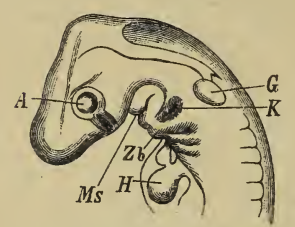


Fig. 853. Kopf und Vorderkörper eines Embryos von *Emys orbicularis* (nach Rathke).

A Auge, *G* Gehörbläschen, *Ms* Mund, von Unter- und Oberkiefer begrenzt, *Zb* Zungenbeinbogen, *K* die erste, zwischen letzterem und dem Unterkieferbogen gelegene, zum Gehörgang werdende Kiemenspalte; auf dieselbe folgen drei weitere Spalten, *H* Herz.

Die Wirbeltiere besitzen ein geschlossenes Blutgefäßsystem, indem Arterien und Venen durch Kapillarnetze in den Organen direkt ineinander übergehen. Überdies kommt ein Lymphgefäßsystem vor, das in den Lücken der primären Leibeshöhle wurzelt und in das Venensystem einmündet (Fig. 151). Sekundär wird auch die Coelomhöhle (Brust-, Bauchhöhle) durch Ausbildung von Öffnungen (Stomata) in das Lymphgefäßsystem einbezogen. Mit dieser Komplikation des Gefäßsystems hängt die Trennung des roten Gefäßblutes von der farblosen Lymphe zusammen. Die rote Farbe des Blutes erscheint an die Blutkörperchen (Erythrocyten) gebunden (pag. 124—125, Fig. 75), außerdem kommen die aus der Lymphe stammenden Lymphocyten (Leukocyten, Lymphkörperchen) sowie die in neuerer Zeit unterschiedenen Thrombocyten (Blutplättchen) vor. Stets ist ein Herz ausgebildet. Es liegt ventral in einem besonderen Abschnitte des Coeloms (Pericardialraum), der vom übrigen Rumpfcoelom durch eine Scheidewand getrennt ist; nur bei den *Myxinoiden* bleibt der Pericardialraum mit der Pleuroperitonealhöhle zeitlebens in Kommunikation. Das Herz liegt ursprünglich hoch oben hinter dem Kopfe (Fische), rückt aber bei den übrigen Wirbeltieren weiter nach hinten.

Die ursprünglichsten, mit den embryonalen Zuständen der höheren Vertebraten übereinstimmenden Verhältnisse zeigt das Blutgefäßsystem der Fische (Fig. 149). Das Herz ist hier einfach, s-förmig gekrümmt und besteht

aus einem Ventrikel und einem Atrium mit Klappen am Ostium atrioventriculare. Bei einer Anzahl von Fischen *(Selachier, Ganoiden, Dipnoër)* schließt sich an die Herzkammer ein besonderer Herzabschnitt mit 2—8 Reihen halbmondförmiger Klappen, der *Bulbus cordis* oder *Conus arteriosus,* an. Bei Knochenfischen ist er rückgebildet. Aus der Herzkammer entspringt ein Arterienstamm *(Truncus arteriosus, Aorta ascendens),* der sich in die den Kiemendarm umgreifenden Aortenbogen teilt, von denen ursprünglich in der Regel 6, später 5—4 bei Fischen, vorhanden sind. Sie lösen sich im Kapillarsystem der Kiemen auf und finden ihre Fortsetzung in rückführenden Gefäßen, die sich dorsal vom Kiemendarm jederseits zu einem Längsstamm (Aortenwurzel) vereinigen, aus deren Verschmelzung die durch den ganzen Körper ziehende *Aorta descendens* hervorgeht, von der aus dorsal segmentale Arterien für die Leibeswand sowie ventral die Gefäße für die Eingeweide abgehen. Die Kopfarterien *(Carotiden)* entspringen vom ersten Aortenbogen. Das Venensystem besteht aus paarigen Venenstämmen, den vorderen und hinteren Kardinalvenen *(Venae cardinales anteriores* und *posteriores),* von denen die vorderen zu den *Venae jugulares* werden und das Blut vom Kopfe zurückführen, während die hinteren Kardinalvenen das Blut aus der Rumpfwand und einem Teile der Eingeweide sammeln. Vordere und hintere Kardinalvenen einer Seite münden durch einen gemeinsamen Stamm *(Ductus Cuvieri)* in den zum Atrium führenden *Sinus venosus.* Das vom Darmkanal zurückkehrende Blut gelangt durch eine große Vene, die Pfortader *(Vena portae),* in die Leber, zerfällt innerhalb derselben in ein Kapillarsystem (Leberpfortaderkreislauf), aus welchem eine oder mehrere Lebervenen *(Venae hepaticae)* das Blut in den Sinus venosus führen. Das aus dem Schwanzabschnitte des Körpers zurückkehrende Blut wird durch die (aus dem Schwanzabschnitte der Vena subintestinalis hervorgegangene) Caudalvene *(Vena caudalis)* aufgenommen. Letztere zerfällt innerhalb der Nieren zu einem Kapillarsystem (Nierenpfortaderkreislauf), aus welchem durch *Venae revehentes* das Blut in die hinteren Kardinalvenen gelangt.

Mit dem Auftreten der Lungenatmung neben oder an Stelle der Atmung durch Kiemen erfolgt eine Teilung des Herzens durch Entwicklung einer Scheidewand und die Ausbildung eines besonderen Lungenkreislaufes (kleiner Kreislauf) neben dem Körperkreislauf (großer Kreislauf). Die Teilung ist entweder unvollkommen und betrifft zunächst den Vorhof *(Dipnoi, Amphibien)* oder auch teilweise die Kammer (die meisten *Reptilien);* oder sie ist vollkommen *(Krokodile, Vögel, Säugetiere),* so daß nunmehr das Herz aus zwei Kammern und zwei Vorhöfen besteht. Ein Bulbus cordis findet sich noch bei *Amphibien* vor, ist dagegen bei *Reptilien, Vögeln* und *Säugetieren* in den Ventrikel einbezogen. Mit der Teilung des Herzens tritt auch eine unvollkommene oder vollständige Teilung des von der Herzkammer entspringenden Truncus arteriosus in einzelne Gefäße ein (Fig. 854).

Von den embryonal in der 6-Zahl vom Truncus arteriosus entspringenden Aortenbogen bilden sich bei den *Amphibien, Reptilien, Vögeln* und *Säugetieren* die zwei vordersten stets vollkommen zurück (Fig. 854). Die vier hinteren bleiben meist nicht alle, auch nicht mehr in gleicher Stärke erhalten, indem vornehmlich der zweite der vier hinteren Bogen zur Wurzel der Aorta descendens wird. Der vorhergehende Aortenbogen entsendet die *Carotis*, der dritte kann reduziert erhalten bleiben *(Salamandra)* oder ausfallen, der letzte entsendet die *Arteria pulmonalis*. Letztere wird zur Hauptbahn, während die ursprüngliche Verbindung zur Aorta zu einer Nebenbahn *(Ductus arteriosus Botalli)* herabsinkt (z. B. *Salamandra*). In gleicher Weise verhält sich zuweilen der die Carotis entsendende 1. Bogen. Die Verhältnisse, wie sie *Salamandra* zeigt, führen zu jenen der übrigen Vertebraten. Bei diesen erfährt der vorletzte Aortenbogen eine vollständige Rückbildung, die Aortenwurzeln gehen beiderseits aus dem 2. Bogen hervor *(Reptilien)*, selten *(Lacerta)* ist auch der erste erhalten, der *Ductus Botalli* der Arteria pulmonalis fehlt; bei *Vögeln* ist bloß einseitig der rechte, bei *Säugern* der linke 2. Aortenbogen zur Aortenwurzel entwickelt. Die übrigen erhaltenen Teile der Aortenbogen sind in allen Fällen zu den Stämmen der Nebenbahnen geworden. Zugleich mit diesen Differen-

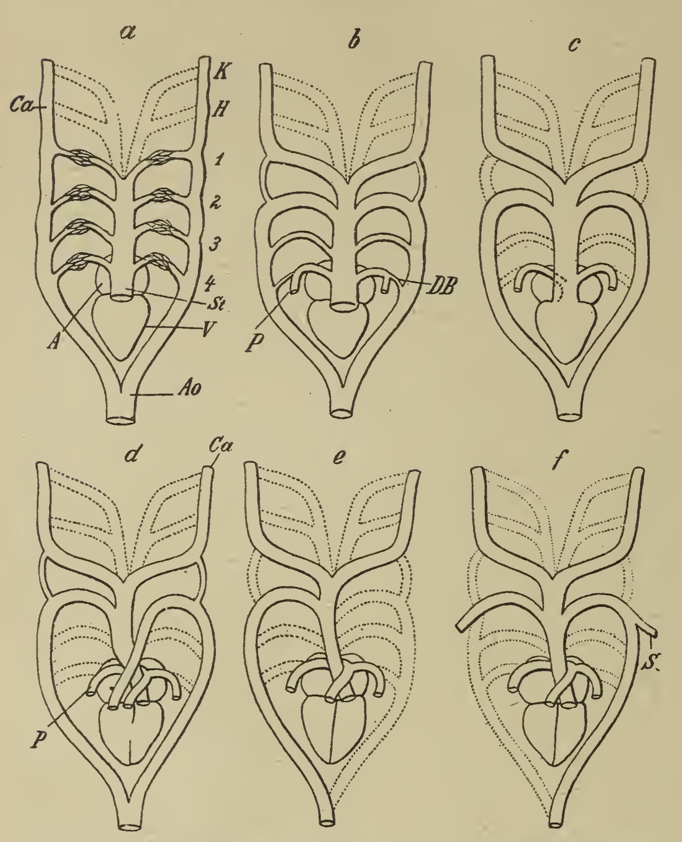


Fig. 854. Schemen der Arterienbogen mit dem Herzen: *a* vom Fisch, *b* von einem urodelen Amphibium, *c* vom Frosch, *d* von der Eidechse, *e* vom Vogel, *f* vom Säugetier.

Die zugrunde gegangenen Gefäßabschnitte, in *c* auch das Septum im Arterienstamm punktiert dargestellt (nach Boas, ergänzt und teilweise verändert).

V Herzkammer, *A* Vorkammer, *St* Arterienstamm, *K, H* die beiden ersten rückgebildeten embryonalen Aortenbogen, *1, 2, 3, 4* die 4 hinteren Aortenbogen, *Ao* Aorta descendens, *Ca* Carotis, *P* Arteria pulmonalis, *DB* Ductus Botalli, *S* Arteria subclavia.

zierungen des Aortensystems kommt es im Truncus arteriosus zu einer Scheidung der zur Lunge führenden Gefäßbahn, welche dann getrennt in der rechten Herzkammer entspringt und venöses Blut aus derselben empfängt, und den übrigen arteriellen Bahnen.

Was das Venensystem der übrigen Vertebraten betrifft, so findet sich ganz allgemein ein großer unpaarer Venenstamm, die untere Hohlvene *(Vena cava posterior)* (Fig. 855), die unter den Fischen schon den *Dipnoi* und *Polypterus* zukommt. Sie entsteht als neue Vene von der Vena hepatica (oberster Teil der V. subintestinalis) aus, während ihr hinterer Abschnitt aus der Verschmelzung der hintersten Teile der Cardinales posteriores hervorgeht. Sie wird zur Hauptvene für den ganzen Hinterkörper. Damit im Zusammenhang wird das System der hinteren Kardinalvenen in verschiedenem Grade zu schwachen Venen rückgebildet; aus den vorderen Kardinalvenen gehen die Jugularvenen hervor, die Fortsetzungen der Jugularvenen nebst dem Ductus Cuvieri werden nach Aufnahme der von den Vordergliedmaßen kommenden Vena subclavia als obere Hohlvenen *(Venae cavae superiores)* unterschieden. Bei den Säugetieren (Fig. 856) erscheinen die hinteren Kardinalvenen nur als Zweige der oberen Hohlvenen; bei vielen *monodelphen* Säugern wird nun das Blut der linken oberen Hohlvene durch eine Queranastomose in die rechte übergeführt, welche allein als obere Hohlvene persistiert, während die linke eine sehr bedeutende Reduktion erfährt und im Extrem, wenn nämlich auch das Blut der linken Kardinalvene *(V. hemiazygos)* durch einen Quergang in die rechte *(V. azygos)* geleitet wird, zum Sinus der Kranzvene des Herzens *(Sinus coronarius cordis)* rückgebildet erscheint. Außerdem entwickeln sich besondere Lungenvenen *(Venae pulmonales)*, die in den linken Vorhof einmünden.

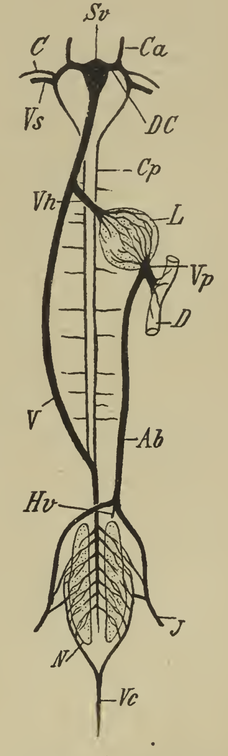


Fig. 855. Venensystem von *Salamandra maculosa* (schematisch) (nach Angaben u. Figuren von Hochstetter). *Sv* Sinus venosus, *DC* Ductus Cuvieri, *Ca* vordere Kardinalvene, *Vs* Vena subclavia, *C* V. cutanea, *Cp* hintere Kardinalvene, *V* untere Hohlvene, *Vc* Vena caudalis, *J* Vena iliaca, *Hv* Harnblasenvene, *Ab* Vena abdominalis, *Vp* Pfortader, *Vh* Vena hepatica, *N* Niere, *L* Leber, *D* Darm.

Während ein Leberpfortaderkreislauf bei allen Wirbeltieren wiederkehrt, fehlt das Nierenpfortadersystem den Vögeln und Säugetieren. Endlich ist noch eine an der Bauchwand zur Leber verlaufende Vene *(Vena abdominalis* oder *epigastrica)* zu erwähnen, welche bei Amphibien und Reptilien, auch Vögeln, vorkommt und Blut aus den hinteren Extremitäten, der Kloake, der Harnblase und der Bauchwand empfängt. Ihr entspricht die *Vena umbilicalis* der Säugerembryonen.

Das im ganzen Körper verbreitete Lymphgefäßsystem, dessen am Darm entspringende Gefäße auch als Chylusgefäße bezeichnet werden, weist einen subvertebralen Lymphsinus auf, der bei den höheren Vertebraten zu einem der Wirbelsäule entlang verlaufenden gesonderten Hauptstamm *(Ductus thoracicus)* wird (Fig. 151). Das Lymphgefäßsystem mündet in das Venensystem, zuweilen unter Vermittlung von *Lymphherzen* (Fig. 150). Letztere fehlen bei den Säugetieren. Im Verlaufe der Lymphgefäße finden sich drüsenartige Bildungen, die *Lymphdrüsen,* die Ursprungsstätten der Lymphkörper. Den Lymphdrüsen schließt sich die *Milz (Lien)* an; sie erscheint jedoch in das Blutgefäßsystem eingeschaltet. Zu den lymphatischen Organen ist auch das *Bries (Thymus)* zu zählen.

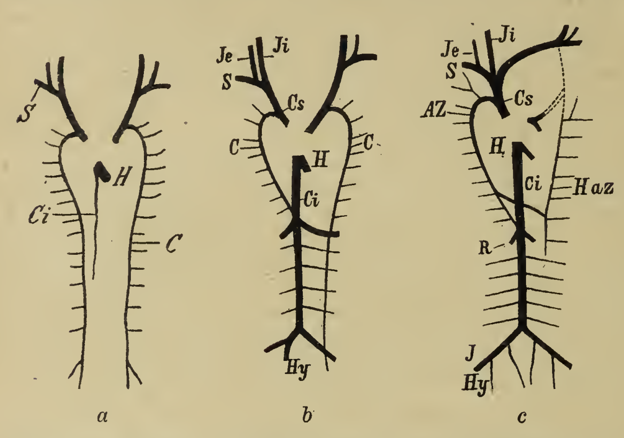


Fig. 856. Schemata der Entwicklung des Venensystems bei Säugetieren (*a* nach Angaben von Hochstetter, *b, c* nach Gegenbaur).

Je äußere, *Ji* innere Jugularvene, *S* Vena subclavia, *C* hintere Kardinalvene, *AZ* Vena azygos, *Haz* Vena hemiazygos, *Ci* untere Hohlvene, *H* Lebervene, *Cs* obere Hohlvene, *R* Nierenvene, *J* Vena iliaca, *Hy* Vena hypogastrica.

Die Nieren liegen als paarige Organe unterhalb der Wirbelsäule retroperitoneal und zeigen in der Reihe der Wirbeltiere drei Systeme von Harnkanälchen, die *Vorniere (Pronephros), Urniere (Wolffscher Körper, Mesonephros)* und die *Nachniere (Metanephros).* Der zuerst entstehende Teil ist die Vorniere, welche sich auf wenige Segmente hinter dem Kopf beschränkt (Fig. 852). Sie besteht aus durch Nephrostomen mit dem Coelom kommunizierenden Kanälen, die in einen gemeinsamen Längsgang *(Vornierengang)* einmünden und zu einem in der Nähe gelegenen großen Wundernetz *(Glomus)* in Beziehung treten. Während die Vorniere schwindet, entsteht weiter hinten die *Urniere* (Fig. 156—159). Sie setzt sich aus ursprünglich segmental angeordneten, sekundär aber meist vermehrten Harnkanälchen zusammen, die alle durch den Vornierengang, der zum *Urnierengang (Wolffschen Gang)* wird, in die Kloake münden. Auch die Urnierenkanälchen stehen mittels Wimpertrichter mit dem Coelom in Verbindung; außerdem ist aber noch eine zweite Bildung, das Malpighische Körperchen, vorhanden, bestehend aus einem Wundernetz *(Glomerulus),* das in einer flaschenförmigen Erweiterung des Urnierenkanälchens eingesenkt liegt. Bei *Fischen* und *Amphibien* fungiert die Urniere zeitlebens und ihre Wimpertrichter erhalten sich bei einigen *Selachiern* und den *Amphibien.* In den übrigen Fällen fehlen die Trichter beim

ausgebildeten Tier. Bei den *Reptilien, Vögeln* und *Säugetieren* ist die Urniere nur ein embryonales Organ, das bis auf einige Reste später schwindet. Die Niere des ausgewachsenen Tieres ist die Nachniere, eine Neubildung, welche sich im Anschlusse an den hinteren Teil der Urniere entwickelt. Der aus einer Ausstülpung des Urnierenganges entstehende Ausführungsgang der Nachniere heißt *Ureter (Harnleiter)*. Die Nachniere entbehrt stets der Nephrostomen. Sie stellt ein aus einer großen Zahl zusammengedrängter Harnkanälchen sich aufbauendes drüsiges Organ vor. Erweiterungen im Verlaufe des Urnierenganges fungieren bei den Fischen als Harnblase. Dagegen ist die Harnblase der Amphibien, Reptilien und Säuger eine Bildung der ventralen Kloakenwand.

Die *Nebennieren* sind in der Nähe der Nieren, zuweilen in der Nähe der Genitaldrüsen gelegene Organe, die sich aus einem drüsigen, aus dem Coelomepithel hervorgegangenen Teile *(Interrenalorgan)* und einem dem sympathischen Nervensysteme entstammenden Abschnitte *(Suprarenalorgan)* aufbauen. Bei den *Cyclostomen* und Fischen bleiben Inter- und Suprarenalorgan durchaus getrennt.

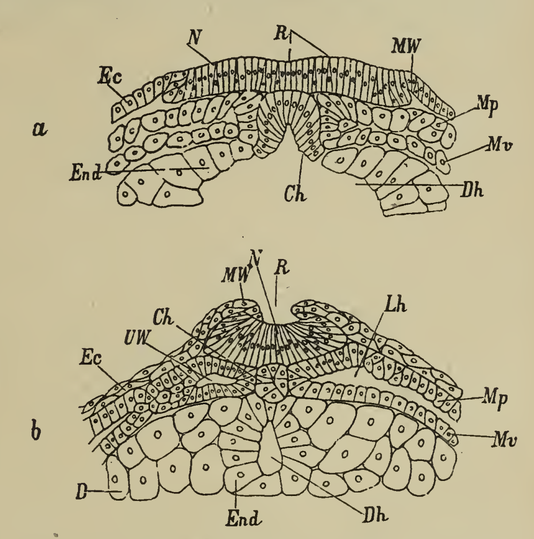


Fig. 857. Querschnitte durch die Embryonalanlage von *Molge vulgaris* (nach O. Hertwig).

a Erstes Auftreten der Medullarwülste und Bildung der Chorda. *b* Die Medullarfurche dem Verschlusse nahe. Die Chorda hat sich vom Entoderm abgeschnürt. In dem Mesodermstreifen beginnt die Abtrennung des Urwirbels (in der Figur linkerseits). *Ec* Ectoderm, *N* Nervensystem, *R* Rückenrinne, *MW* Medullarwülste, *Mp* parietales Blatt des Mesoderms, *Mv* viscerales Blatt desselben, *Ch* Chorda, *End* Darmentoderm, *Dh* Darmhöhle, *Lh* Leibes-(Pleuroperitoneal-)Höhle, *UW* Urwirbel, *D* Dotterentoderm.

Die Fortpflanzung der Wirbeltiere ist stets eine digene, und zwar gilt die Trennung der Geschlechter als Regel. Hermaphroditismus findet sich bei einigen Knochenfischen *(Serranus, Chrysophrys* u. a.). Beiderlei Geschlechtsdrüsen bilden sich im Coelomepithel und liegen als meist paarige drüsige Organe neben der Wirbelsäule. Die Ausführungsgänge sind mit wenigen Ausnahmen *(Cyclostomen, Somniosus, Teleosteer,* bei denen nur Coelomporen, bezw. Genitalporen oder besondere Gänge vorhanden sind) auf Teile der Urniere *(Nebenhoden, Epididymis)* und die Urnierengänge *(Ductus deferens, Müllerscher Gang* [?]) zurückzuführen. Im männlichen Geschlechte fungiert ein Teil der Urniere und der Urnierengang, im weiblichen der *Müllersche Gang* als Ausleitungsapparat. Daneben finden sich Rudimente des ausführenden Apparates des anderen Geschlechtes vor. Die männlichen Keimprodukte gelangen direkt in die Ausführungsgänge, die weiblichen fallen

in die Coelomhöhle, aus der sie durch die offenen Trichter der Ovidukte (Tuben) aufgenommen werden (Fig. 158). Die Gliederung der Ausführungsgänge in verschiedene Abschnitte, ihre Verbindung mit akzessorischen Drüsen und äußeren Kopulationsapparaten bedingt den sehr mannigfachen, bei den Säugetieren am kompliziertesten gestalteten Bau der Geschlechtsorgane.

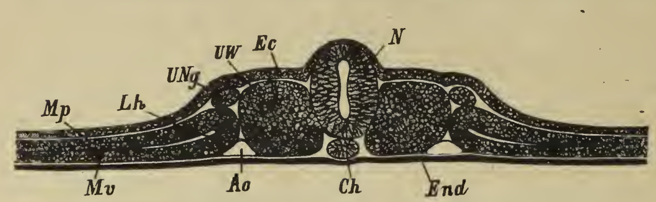


Fig. 858. Querschnitt durch einen Hühnerembryo vom zweiten Tage (nach Kölliker).

Ec Ectoderm (Hornblatt), *N* Rückenmark, *End* Entoderm (Darmdrüsenblatt), *Ch* Chorda, *UW* Urwirbel, *UNg* Urnierengang, *Mp* Hautplatte der Seitenplatte, *Mv* Darmfaserplatte derselben, *Lh* Splanchnocoel, *Ao* primitive Aorta.

Bei den meisten Fischen werden die Genitalprodukte einfach in das Wasser entleert, wo sie sich begegnen, bei den Fröschen und *Amphiumiden* ist die Begattung eine äußere, in allen übrigen Fällen eine innere. Die meisten Fische, Amphibien und Reptilien sowie alle Vögel legen Eier ab. Lebendig gebärend sind außer einigen Fischen, Amphibien und Reptilien die Säugetiere.

Die Furchung ist aequal (Säugetiere) oder inaequal *(Petromyzon, Dipnoër, Ganoiden, Amphibien)* oder discoidal *(Teleosteer, Selachier, Reptilien, Vögel)*. Die Anlage des Entoderms erfolgt durch einen Einstülpungsvorgang am späteren Hinterende, die Bildung des Mesoderms ist auf vom Entoderm aus erfolgende Abfaltung zurückzuführen. Die Schließungslinie der Gastrula ist an der Oberfläche als sog. Primitivrinne (vgl. pag. 221 und Fig. 201—205) ausgeprägt, welche die Längsrichtung des Embryos bezeichnet. Das äußere Blatt erzeugt dorsal durch zwei seitliche Aufwulstungen (Medullarwülste) eine Rinne (Anlage des Zentralnervensystems), welche sich durch Zusammenwachsen ihrer Ränder der Länge nach schließt (Fig. 857). Das so abgeschnürte Rohr ist die Anlage von Rückenmark und Gehirn, deren Höhlung eine Zeitlang mit der Darmhöhle kommuniziert (neurenterischer Kanal) (Fig. 859). Unterhalb des Nervenzentrums legt sich vom Entoderm aus die Chorda dorsalis und zu deren Seiten das Mesoderm an. Letzteres bildet zwei Streifen lateral vom Darm und trennt sich in ein parietales und viscerales Blatt. Die zwischen beiden Blättern gelegene Höhle ist das Coelom. Der dorsale Abschnitt des Mesodermstreifens (Fig. 848) trennt

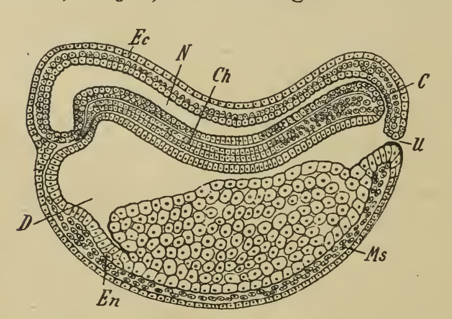


Fig. 859. Embryo der Unke *(Bombinator igneus)* nach Schluß der Rückenrinne im Medianschnitt (nach Goette).

Ec Ectoderm, *N* Neuralrohr, *Ch* Chorda dorsalis, *C* Canalis neurentericus, *D* Darmhöhle, *En* Entoderm, *Ms* Mesoderm, *U* Urmund (Rusconischer After).

sich alsbald ab (Mittelplatte) und gliedert sich von vorn nach hinten segmental in die sog. Urwirbel mit der Urwirbelhöhle (Myocoel) (Fig. 857, 858), während die lateralen Abschnitte (Seitenplatten) ungegliedert bleiben; der von den letzteren umschlossene Coelomteil ist das Splanchnocoel. An der Grenze von Urwirbel und Seitenplatten sondert sich der Urnierengang und medial von demselben entsteht in dem Splanchnocoelepithel die Anlage der Genitaldrüse. Während dieser an der Dorsalseite des Embryos ablaufenden Vorgänge bildet sich an der Ventralseite das Darmrohr weiter aus und resorbiert allmählich den Dotter, der bei größerem Umfange in einem besonderen sackförmigen Anhange der Darmes, dem *Dottersacke,* aufgenommen ist (Fig. 861). Die Einstülpung zur Bildung des definitiven Mundes entsteht

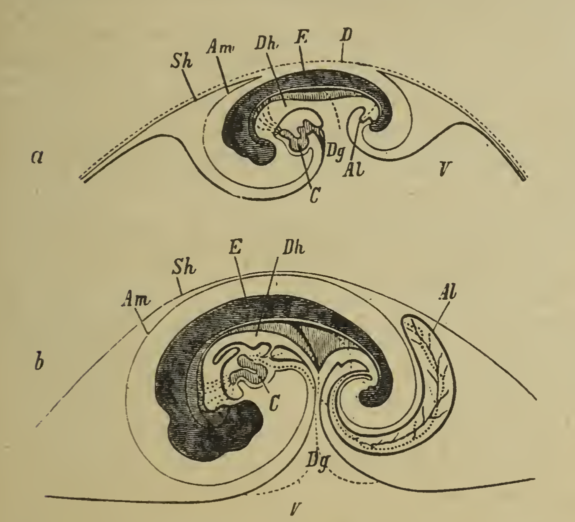


Fig. 860. Zwei Entwicklungsstadien des Hühnchens im Medianschnitt (nach von Baer).

a Amnion *(Am)* und Allantois *(Al)* in Bildung begriffen. *b* Späteres Stadium mit geschlossenem Amnion. *E* Embryo, *D* Dotterhaut, *Sh* Serosa, *Dh* Darmhöhle, *Dg* Dottergang, *V* Dottersack, *C* Herz.

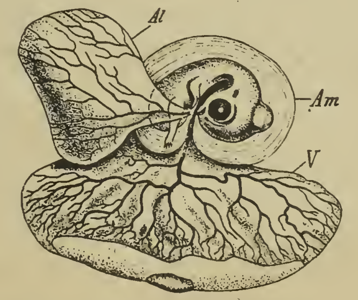


Fig. 861. Embryo des Hühnchens (nach Duval), ohne Serosa, im Amnion *(Am),* mit Allantois *(Al)* und Dottersack *(V).* $^3/_4$

vorn etwas ventral, der auf den Gastrulamund zurückzuführende After bricht gleichfalls an der Bauchseite an der Basis der Schwanzregion durch. Bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren entwickeln sich Embryonalhüllen *(Amnion, Serosa),* indem über dem kahnförmig gestalteten Embryo zwei (eine vordere und eine hintere) sich erhebende Falten verwachsen; in diesen Gruppen bildet sich ferner die *Allantois* aus, ein vom hintersten ventralen Teile des Enddarmes entstandener (der Amphibienharnblase homologer) Harnsack, aus dem auch die definitive Harnblase hervorgeht (Fig. 860, 861). Die *Allantois* entwickelt sich durch ihren Reichtum an Blutgefäßen zum embryonalen Atmungs- und Ernährungsorgan. Ihr peripherer Teil wird ebenso wie die Keimhüllen vor dem Verlassen des Eies resorbiert (Schildkröten) oder aber beim Verlassen der Eischale, bezw. bei der Geburt abgestoßen. Die ausgeschlüpften Jungen der Vertebraten stimmen in Bau und Erscheinung meist mit dem Elterntier überein, nur bei den

Amphibien und manchen Fischen, endlich bei den Petromyzonten besteht eine Metamorphose.

Die Einteilung der Wirbeltiere in die vier Klassen der Fische, Amphibien, Vögel und Säugetiere, welche Linné zuerst aufstellte, findet sich schon in dem System von Aristoteles begründet. Sodann hat Blainville mit Recht die Amphibien von den Reptilien getrennt und mit den Fischen als niedere den Reptilien, Vögeln und Säugern als höheren Wirbeltieren gegenübergestellt. Dieser Gegenüberstellung entspricht das Auftreten eines Amnions in der Embryonalentwicklung der höheren Wirbeltiere, die nach diesem Merkmale als *Amniota* den *Anamnia* (Fische und Amphibien) entgegengestellt wurden. Mit Rücksicht auf die näheren Beziehungen zwischen Reptilien und Vögeln unterschied Huxley drei Hauptabteilungen: *Ichthyopsida* (Fische, Amphibien), *Sauropsida* (Reptilien, Vögel) und *Mammalia*. Es entspricht jedoch, den zahlreichen Eigentümlichkeiten nach die *Cyclostomen* mindestens als besondere Klasse aus den Fischen auszuscheiden, so daß folgende sechs Wirbeltierklassen zu unterscheiden sind: 1. *Cyclostomata*, 2. *Pisces*, 3. *Amphibia*, 4. *Reptilia*, 5. *Aves*, 6. *Mammalia*, von denen die vier letzteren auf Grund ihres Extremitätenbaues auch als *Tetrapoda* vereinigt werden. In noch zutreffenderer Weise wird den Besonderheiten der Cyclostomen im System Ausdruck verliehen, wenn diese als Gruppe allen übrigen Vertebraten, die als *Gnathostomata* zusammengefaßt wurden, gegenübergestellt werden.

Die ältesten Vorkommnisse von Wirbeltieren sind Fischreste aus dem Untersilur.

I. Klasse. **Cyclostomata (Marsipobranchi), Rundmäuler.**[1]

Fischartige Vertebraten ohne paarige Extremitäten, mit Knorpelskelet und persistierender Chorda, mit Schädel ohne Hinterhauptregion, mit beutelförmigen Kiemengängen, mit unpaarer Nase und kieferlosem Saugmund.

---

[1]) Außer Rathke vgl. Joh. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845. M. Schultze, Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Haarlem 1856. W. Müller, Über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. IX. 1875. P. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Abh. Naturf. Ges. Freiburg 1875. A. Schneider, Beiträge zur vergleich. Anat. u. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. W. K. Parker, On the Skeleton of the Marsipobranch Fishes. Philos. Trans. Roy. Soc. 1883. F. Ahlborn, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXIX. 1883. Ch. Julin, Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique de l'Ammocoetes. Arch. Biol. VII. 1887. A. Goette, Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. Hamburg u. Leipzig 1890. S. H. Gage, The Lake and Brook Lampreys of New York. Ithaca 1893. H. Ayers and C. M. Jackson, Morphology of the Myxinoidei. Journ. Morph. XVII. 1901. Bashford Dean, On the Embryology of Bdellostoma stouti. Festschr. f. Kupffer. 1899. K. Koltzoff, Entwicklungsgeschichte des Kopfes von

Die Cyclostomen (Fig. 862, 866) nähern sich in ihrer Leibesform den Fischen, in ihrer inneren Organisation jedoch stehen sie viel tiefer. Der Körper ist zylindrisch wurmförmig. Der Kopf geht allmählich in den Rumpf über. Die Haut bleibt nackt und ist reich an Schleimzellen. Große Schleimdrüsen sind die bei *Myxiniden* und *Heptatrematiden* an den Körperseiten auftretenden sog. Schleimsäcke (Fig. 862). Paarige Flossen fehlen, dagegen ist das System der unpaaren Flossen (bei den *Myxinoiden* verkümmert) entwickelt und durch knorpelige Strahlen gestützt. Als Achsenskelet persistiert die Chorda, deren Scheide eine feste fibröse Beschaffenheit besitzt, während in dem skeletogenen Gewebe metamerisch sich wiederholende knorpelige Einlagerungen in Form von Knorpelleisten als Rudimente von

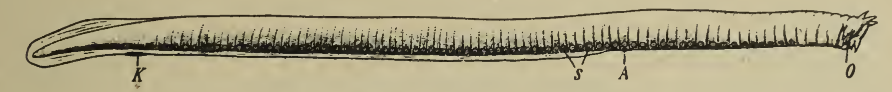


Fig. 862. *Myxine glutinosa* (Original). 1/3
A Kiemenöffnung, *K* After, *O* Mund, *S* sog. Schleimsäcke.

Intercalaria sowie oberen und in der Schwanzgegend *(Petromyzon)* von unteren Bogen eine Anfangsstufe zur Wirbelanlage bilden.

Es ist eine das Gehirn umschließende knorpelig-häutige Schädelkapsel vorhanden (Fig. 863), in deren Basis die Chorda endet; zwei seitlich angefügte Knorpelblasen (Gehörkapsel) umgeben das statische Organ. Vorn schließt sich an die Hirnkapsel die Nasenkapsel an. Eine Occipitalregion fehlt. In Verbindung mit dem Schädel finden sich an der Stelle des Visceralskeletes knorpelige, den Gaumen und Schlund umgebende Spangen, so ein subocularer, auch als Kieferbogen gedeuteter Knorpelbogen mit einem als Hyoid gedeuteten Fortsatz, verschiedene Lippenknorpel, bei *Petromyzonten* auch ein kompliziertes Gerüst von Knorpelstäben in der Umgebung der Kiemensäcke, die sich zum Teil an das Achsenskelet anheften. Ein eigentlicher Kiefer fehlt.

Petromyzon Planeri. Moskau 1902. J. B. Johnston, The Cranial Nerve Components of Petromyzon. Morph. Jahrb. XXXIV. 1905. C. J. Cori, Das Blutgefäßsystem des jungen Ammocoetes. Arb. zool. Inst. Wien. XVI. 1906. G. Sterzi, Il sistema nervoso centrale dei Vertebrati. I. Ciclostomi. Padova 1907. F. J. Cole, A Monograph on the general Morphology of the Myxinoid Fishes etc. Transact. R. Soc. Edinburgh, 1906—1912. L. Glaesner, Studien zur Entwicklungsgeschichte von Petromyzon fluviatilis. Zool. Jahrb. XXIX. 1910. M. de Selys-Longchamps, Gastrulation et formation des feuillets chez Petromyzon Planeri. Arch. Biol. XXV. 1910. D. Tretjakoff, Die Parietalorgane von Petromyzon fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. CXIII. 1915. E. Lönnberg, G. Favaro, Cyclostomi. Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierr. VI. 1. Abt. 1905—1913. Vgl. ferner die Arbeiten von Calberla, Kupffer, Hatschek, V. v. Ebner, G. Retzius, Schaffer, Semon, Nansen, Beard, Studnička, Howes, Wiedersheim, Neumayer, Gaskell, Bujor, Nestler, Hatta, Worthington, Lubosch, Edinger, Maas, Shipley u. a.

Die Rundmäuler besitzen ein dem Fischtypus entsprechend gebautes, relativ kleines Gehirn mit den drei Hauptsinnesnerven und einer reduzierten Zahl spinalartiger Nerven. Glossopharyngeus und Vagus treten hinter der Schädelkapsel aus. Das Rückenmark ist bandartig abgeplattet, die von demselben abgehenden dorsalen und ventralen Spinalnervenwurzeln vereinigen sich bei *Petromyzon* nicht. Stets sind zwei Augen vorhanden, doch können dieselben unter der Haut und selbst von Muskeln bedeckt äußerlich verborgen bleiben (*Myxine*, *Petromyzon*larve). Das Auge von *Myxine* entbehrt der Muskeln, der Iris und Linse. Die Epiphyse ist bei *Petromyzon* augenartig ausgebildet. Das Geruchsorgan ist ein unpaarer Sack (daher *Monorhina*) und beginnt mit einer medianen Öffnung zwischen den Augen (Fig. 852). Bei den *Myxinoiden* besitzt die Nasenkapsel auch eine hintere Öffnung, welche den Gaumen durchbohrt und durch eine Klappenvorrichtung geschlossen werden kann. Diese Kommunikation der Nasen- und Rachenhöhle dient zur Einfuhr des Wassers in die Kiemensäcke, da die Mundöffnung beim Festsaugen für den Durchgang des Wassers verschlossen bleibt. Das statische Organ reduziert sich auf ein einfaches häutiges Labyrinth, das noch nicht in Sacculus und Utriculus gegliedert ist und bloß einen *(Myxinoiden)* oder zwei halbkreisförmige Kanäle aufweist. Am Kopfe und an den Seiten des Rumpfes finden sich in regelmäßiger Folge Sinnesgrübchen mit einem Sinneshöcker, die den Seitenlinen der Fische entsprechen.

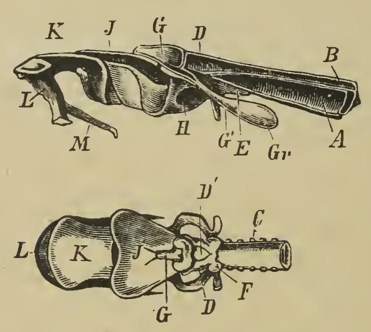


Fig. 863. Schädel und Anfang des Rückgrates von *Petromyzon marinus* (nach Joh. Müller).

a Im Medianschnitt, *b* in der Dorsalansicht. *A* Chorda, *B* Rückgratkanal, *C* Rudimente von oberen Wirbelbogen, *D* knorpeliger, *D'* häutiger Teil des Schädelgewölbes, *E* Schädelbasis, *F* Gehörkapsel, *G* Nasenkapsel, *G'* Nasengaumengang, *Gr* blindes Ende desselben, *H* Fortsatz des knöchernen Gaumens, *J* hintere, *K* vordere Deckplatte des Mundes, *L* Lippenring, *M* stielförmiger Anhang desselben.

Die von fleischigen Lippen oder von Barteln umgebene Mundöffnung ist kreisförmig und kann sich zu einer medianen Längsspalte zusammenlegen. Sie führt in eine trichterförmige Mundhöhle, die mit Hornzähnen bewaffnet ist (Fig. 864). Im Grunde des Trichters liegt das mit Zähnen besetzte Vorderende der stempelförmigen vorstoßbaren Zunge. Der auf die Mundhöhle folgende Pharynx geht entweder direkt in den der Respiration dienenden Kiemendarmabschnitt über oder *(Petromyzon)* setzt sich über dem ventral gelegenen Kiemensack durch ein als Oesophagus bezeichnetes Rohr in den mit großer Spiralfalte versehenen verdauenden Darm fort. Der letztere verläuft in gerader Richtung zum After. Ein Magen ist nicht ausgebildet, die Einmündung der Leber liegt hinter dem Kiemendarm. Ein kleines als Pankreas aufgefaßtes drüsiges Organ liegt in der Darmwand.

Der Kiemendarm erscheint weit nach hinten verschoben. Die Kiemen (Fig. 865) liegen zu den Seiten des Oesophagus in 6 oder 7, zuweilen 10 bis 14 Paaren von Kiemenbeuteln festgewachsen. Diese öffnen sich durch äußere Kiemengänge in ebensoviel getrennten Atemlöchern nach außen (Fig. 866); bei *Myxine* hingegen ist jederseits nahe am Bauche (Fig. 862) nur eine Öffnung vorhanden, zu welcher sich die äußeren Kiemengänge vereinigen und in der linkerseits noch ein besonderer zum Darm verlaufender Kanal (Ductus oesophago-cutaneus) ausmündet. Andererseits kommunizieren die Säcke mit dem Oesophagus durch innere Kiemengänge; bei *Petromyzon* ist der ganze Kiemendarm ventral vom Darm gelegen und stellt einen hinten blindgeschlossenen Kiemendarmsack vor, der nur am Vorderende mit dem Schlunde kommuniziert.

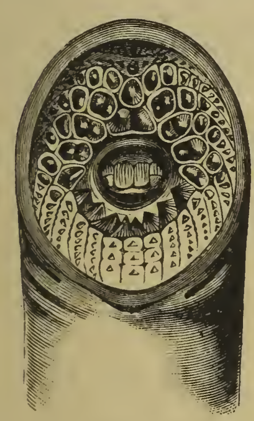


Fig. 864. Kopf von *Petromyzon marinus*, Ventralansicht, um die Hornzähne der Mundhöhle zu zeigen (nach Heckel u. Kner). 1/1

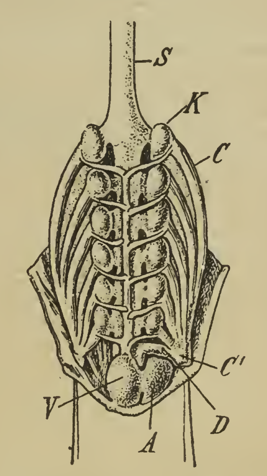


Fig. 865. Kiemendarm von *Myxine glutinosa*, Ventralansicht (nach Joh. Müller).
S Schlundrohr, *K* Kiementasche *C* äußere Kiemengänge, die sich in einem gemeinschaftlichen Gange (*C'*) vereinigen. *D* Ductu oesophago-cutaneus, *V* Ventrikel *A* Atrium des Herzens.

Das Wasser strömt von außen durch die äußeren Kiemenöffnungen, bei *Myxine* durch den Nasengang ein und fließt, wenn die Konstriktoren der Kiemensäcke wirken, entweder auf jenem ersteren Wege wieder ab *(Petromyzon)* oder durch den besonderen unpaaren Kanal der linken Seite nach außen.

Das Herz liegt unter und hinter dem Kiemenkorbe in einem Pericardialraum, der bei *Myxiniden* mit der Pleuroperitonealhöhle in offener Verbindung bleibt. Es zeigt gleichwie das Gefäßsystem wesentlich den Typus der Kreislauforgane bei Fischen doch fehlt ein Nierenpfortadersystem. Der bei Cyclostomen auftretend Aortenbulbus enthält nur zwei Klappen; ein Bulbus cordis fehlt. Be *Myxine* und *Heptatrema* finden sich an der paarig entspringenden Ven caudalis herzartige Anschwellungen (Corda venosa caudalia), bei *Myxinoiden* ist ferner ein Cor venosum portale an der Pfortader ausgebildet Eine Milz als gesondertes Organ fehlt, sie wird durch das Lymphoidgeweb des Darmes repräsentiert (diffuse Milz).

Die Nieren der Cyclostomen entsprechen der Urniere. Sie zeigen b *Myxinoiden* ein ursprüngliches Verhalten in ihrem segmentalen Bau, inden in einem Körpersegmente je ein Harnkanälchen (mit Malpighischem Körpe chen) in den Nierengang mündet. Bei *Petromyzon* ist die Niere vornehmlic

im hinteren Abschnitte des Rumpfes ausgebildet, im vorderen rudimentär. Von der Vorniere werden Reste beobachtet. Die Nierengänge münden auf einer Papille hinter dem After, mit den paarigen Coelomporen (Abdominalporen) in einem gemeinsamen Gang (Urogenitalsinus). Die Geschlechter sind getrennt, *Myxine* soll protandrischer Hermaphrodit sein. Die Genitaldrüsen sind unpaar, ihre Produkte gelangen in die Leibeshöhle und von hier durch die beiden Coelomporen (Abdominalporen) mittels des gemeinsamen Urogenitalsinus nach außen.

Die Petromyzonten durchlaufen eine Metamorphose, die schon vor mehr als zwei Jahrhunderten dem Straßburger Fischer Baldner bekannt war. Die jungen Larven (Querder) (Fig. 866 *b, c, d*) sind blind und zahnlos,

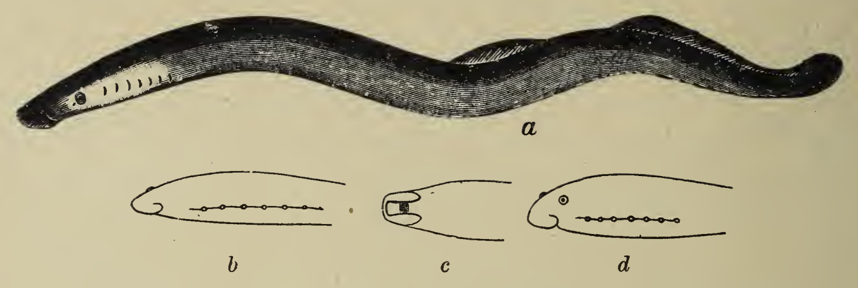


Fig. 866. *a Petromyzon fluviatilis* (nach Heckel und Kner). 1/4
b, c, d Zur Verwandlung des *Ammocoetes branchialis* in *Petromyzon* (nach v. Siebold).
b Kopfende einer augenlosen Larve, von der Seite gesehen, *c* dasselbe von unten gesehen, *d* späteres Stadium mit kleinen Augen, in der Seitenansicht.

besitzen einen kleinen, von einer hufeisenförmigen Oberlippe umsäumten Mund und wurden lange Zeit einer besonderen Gattung *Ammocoetes* zugerechnet. Denselben fehlt noch die Zunge; vorn in der Mundhöhle befindet sich ein Kranz von Tentakeln, hinten wird die Mundhöhle durch ein Velum gegen den Pharynx begrenzt. Der Darm entspringt am Hinterende des Kiemensackes (Fig. 852). Die Umwandlung der Querder in die Form des geschlechtreifen Tieres erfolgt im 4. Jahre und verläuft überaus rasch.

Die Cyclostomen leben zum Teile im Meere und steigen zur Laichzeit, zuweilen vom Lachs oder vom Maifisch getragen, in die Flüsse, auf deren Boden sie ihre Eier absetzen. Andere sind Flußfische. Sie leben in Schlamm und Sand, hängen sich an Steine, tote und lebende Fische fest, welch letztere sie annagen und auf diese Art zu töten vermögen, nähren sich aber auch von Würmern und kleinen Wassertieren. *Myxine* schmarotzt ausschließlich an Fischen, gelangt selbst in deren Leibeshöhle und liefert ein Beispiel eines entoparasitischen Wirbeltieres.

1. Ordnung. **Hyperoartia.**

Cyclostomen mit blindgeschlossenem Nasengang, mit gesonderter Rückenflosse. Mund ohne Bartfäden, mit fleischigen Lippen.

Fam. *Petromyzontidae,* Neunaugen. Mit 7 äußeren Kiemenspalten jederseits. Kiemendarm hinten sackförmig geschlossen, mündet vorn in den Schlund. *Petromyzon marinus* L. Lamprete. Europ. Meere u. Nordamerika. *P. fluviatilis* L. Flußneunauge, Pricke. Küsten von Europa, Nordamerika, Japan. Steigen zur Laichzeit in die Flüsse. *P. planeri* Bl., kleines Neunauge mit *Ammocoetes branchialis,* dem Querder, als Larve (Fig. 866). Im Süßwasser. Europa, Nordamerika.

2. Ordnung. **Hyperotreta.**

Cyclostomen mit hinten geöffnetem Nasengang, ohne gesonderte Rückenflosse, Mund lippenlos, von Barteln umgeben, Augen rudimentär.

Fam. *Myxinidae,* Inger. Die äußeren Kiemengänge münden jederseits in einer gemeinsamen Öffnung. *Myxine glutinosa* L. Mit 6 Kiemenpaaren. Nordeurop. Meere (Fig. 862).

Fam. *Heptatrematidae.* Die äußeren Kiemengänge münden getrennt nach außen. *Heptatrema (Bdellostoma) cirratum* Bl. Schn. Mit 6—7 Kiemenöffnungen jederseits. Südafrika. *Polistotrema stouti* Lockington. Mit 10—14 Kiemenöffnungen jederseits. Kalifornien.

II. Klasse. **Pisces, Fische.**[1])

Im Wasser lebende beschuppte Vertebraten mit unpaaren Flossen und paarigen, als Flossen entwickelten Extremitäten, mit Kiemenatmung, mit einfachem, aus einer Kammer und einer Vorkammer bestehendem Herzen, ohne ventrale Harnblase.

Die Eigentümlichkeiten des Baues ergeben sich im allgemeinen aus den Bedürfnissen des Wasserlebens. Obwohl wir im Kreise der Wirbeltiere aus allen Klassen Gruppen von Formen kennen, die sich im Wasser ernähren und bewegen, so ist doch nirgends die Organisation so bestimmt und vollkommen dem Wasserleben angepaßt wie bei den Fischen.

---

[1]) Cuvier et Valenciennes, Histoire naturelle des poissons. 22 Vols. Paris 1828—1849. L. Agassiz, Recherches sur les poissons fossiles. Neufchâtel 1833—1844. Günther, Catalogue of the fishes in the British Museum. London 1859 bis 1870. Neue Aufl., bearb. v. Boulenger (im Erscheinen begr.). A. Günther, Handbuch der Ichthyologie. Übers. v. Hayek. Wien 1886. Report on the Deep-Sea fishes. Challenger Rep. XXII. 1887. J. Heckel u. R. Kner, Die Süßwasserfische der österr. Monarchie. Leipzig 1858. C. Th. v. Siebold, Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863. Th. Gill, Families and Subfamilies of Fishes. Mem. Acad. Washington. VI. 1893. Basford Dean, Fishes, Living and fossil. New-York 1895. Jordan and Evermann, The fishes of North and Middle America. 4 Bde. Washington 1896—1900. F. Leydig, Ueber das Organ eines sechsten Sinnes. Nova Acta. 1868. Fr. E. Schulze, Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. mikr. Anat. VI. 1870. O. Hertwig, Ueber das Hautskelet der Fische. Morph. Jahrb. 1876—1881. H. Klaatsch, Zur Morphologie der Fischschuppen. Ebenda. XVI. 1890. A. Goette, Beiträge zur vergleich. Morphologie des Skeletsystems der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. XV. 1878. Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIX. 1901. A. Jaeger, Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Arch. f. Physiol. XCIV. 1903 E. S. Goodrich, Notes on the Development, Structure, and Origin of the Median and Paired fins of Fish. Quart. Journ. micr. sc. L. 1906. E. Favaro, Ricerche intorno alla morfologia

Die Körpergestalt (Fig. 867) ist im allgemeinen spindelfömig, mehr oder minder komprimiert, im einzelnen zahlreichen Modifikationen unterworfen. Es gibt ebensowohl zylindrische, schlangenähnliche Fische *(Aale)* wie kofferförmige *(Ostraciontidae)* oder ballonartig aufgetriebene Gestalten *(Tetrodonten)*. Andere Formen sind bandartig verlängert *(Bandfische)*, wieder andere sehr stark komprimiert, kurz, hoch und unsymmetrisch *(Pleuronectiden)*. Endlich kann auch eine dorsoventrale Abflachung zu platten, scheibenförmigen Fischgestalten führen *(Rochen)*.

Für die Lokomotion des Fisches kommen vornehmlich die seitlichen, durch mächtige Seitenrumpfmuskeln bewirkten Bewegungen des Körpers in Betracht, deren Wirkung noch durch unpaare, einer Erhebung und Senkung fähige Flossenkämme des Rückens und Bauches verstärkt werden kann. Dagegen erscheinen die paarigen Extremitäten, die Brust- und Bauchflossen, mehr als Steuer für die Richtung der Bewegung. Diesem Modus der Bewegung entspricht die Regionenbildung des Körpers. Der Kopf sitzt unmittelbar und meist in fester Verbindung mit dem Rumpf auf. Eine bewegliche Halsregion fehlt. In seiner vorderen Partie zeigt sich der Rumpf starr, nach hinten zu wird er beweglicher und geht allmählich in den Schwanz über, welcher die größte Beweglichkeit zeigt und hiedurch als Hauptbewegungsorgan tauglich wird.

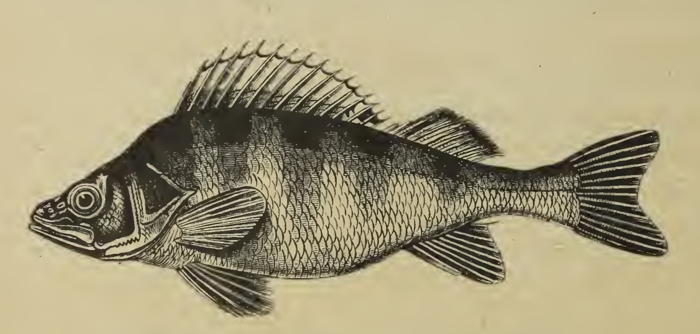


Fig. 867. *Perca fluviatilis* (aus règne animal). 1/4

Die Körperbedeckung der Fische ist in der Regel ein Hautskelet in Form von Schuppen, Hautknochen, die in der Cutis ihre Lage haben und meist von der Epidermis überzogen bleiben. Man unterscheidet als *Placoid*schuppen kleinere, zahnähnliche Schuppen, die aus einer knöchernen Basalplatte und einem zahnförmig vorspringenden Teil bestehen (Fig. 837). Die

ed allo sviluppo dei vasi, seni e cuori caudali nei Ciclostomi e nei Pesci. Atti Ist. Venet. Sc. LXV. 1906. A. Brauer, Die Tiefseefische. Wiss. Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exp. XV. Jena 1906—1908. L. F. de Beaufort, Die Schwimmblase der Malacopterygii. Morph. Jahrb. XXXIX. 1909. W. N. F. Woodland, On the Structure and Function of the Gasglands etc.: of some Teleostean Fishes. Proc. Zool. Soc. London 1911. G. Sterzi, Il systema nervoso centrale dei Vertebrati. II. Pesci. Padova 1912. A. Lickteig, Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. CVI. 1913. E. Jacobshagen, Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1911—1915. Vgl. außerdem die Schriften von Bloch, Monro, Rathke, Stannius, Williamson, Owen, Kölliker, Gegenbaur, Hasse, Steindachner, Dollo, Hammar, Bottard, Pawlovski u. a.

Hauptmasse des letzteren ist Dentin, das jedoch noch ein von der Epidermis herstammendes Schmelzoberhäutchen besitzt. Als *Ganoid*schuppen bezeichnet man wenig übereinandergreifende, meist rhombische, seltener runde Schuppen mit einer äußeren Lage von Ganoin, das der äußersten dichten Dentinschichte (Vitrodentin) der Placoidschuppe entspricht und der Oberfläche der Schuppe einen starken Glanz verleiht. *Cycloid-* und *Ctenoid*-schuppen nennt man mehr oder minder biegsame Schuppen, die locker in Schuppentaschen der Unterhaut und mit ihrem freien Rande dachziegelartig übereinander liegen; letzterer ist entweder glatt und gerundet (Cycloidschuppe) oder gezähnelt (Ctenoidschuppe). Zuweilen bleiben die Schuppen so klein, daß sie, unter der Haut verborgen, zu fehlen scheinen *(Aal);* bei wenigen Knochenfischen fehlen die Schuppen vollständig (meiste *Siluridae* u. a.), sind dagegen bei einer Anzahl von Teleosteern zu großen Stacheln oder zu in manchen Fällen durch Verwachsung aus mehreren Schuppen hervorgegangenen Knochenplatten entwickelt, die einen festen Panzer herstellen können (Panzerwelse, *Syngnathidae,* einige *Triglidae, Ostraciontidae).*

Die Haut der Fische ist reich an Schleimzellen. Als besondere Drüsen sind die am Kiemendeckel und an der Rückenflosse einiger Teleosteer *(Scorpaena, Trachinus)* auftretenden *Giftdrüsen* hervorzuheben. Auf Hautdrüsen sind auch die bei Tiefseefischen vorkommenden *Leuchtorgane* (Fig. 142, 143) zurückzuführen. Der Silberglanz der Fischhaut wird durch kleine Flitter (Guaninkristalle) der Unterhaut bedingt. Die Cutis ist auch Träger von Pigmentzellen (Chromatophoren), deren Formveränderungen den Farbenwechsel bei Fischen bedingen.

Im Skelet der Fische erscheinen verschiedene Entwicklungsstufen ausgeprägt. Bei den *Stören, Holocephalen,* und *Dipnoërn* bleibt die von einer dicken Scheide umhüllte Chorda dorsalis in vollem Umfange erhalten; ihr sitzen knorpelige, zuweilen teilweise verknöcherte, obere und untere Bogenstücke, auch mit Intercalaria auf (Fig. 841). Eine Differenzierung des Achsenskeletes in diskrete Wirbel tritt erst bei den *Haien* und *Rochen* auf, indem sich obere und untere Bogenstücke mit ringförmigen Stücken des skeletogenen Gewebes, den knorpeligen Wirbelkörpern, vereinigen. Die Chorda wird durch das Wachstum dieser letzteren vertebral eingeengt, so daß bikonkave (amphicoele) Wirbelkörper entstehen, deren konische Vertiefungen einen Abschnitt der Chorda, welcher mit dem benachbarten in der Regel noch im Zentrum des Wirbelkörpers verbunden ist, enthalten (Fig. 840). Bei den Knochenganoiden und Teleosteern ossifizieren die bikonkaven (nur bei *Lepidosteus* mit einem vorderen Gelenkkopf versehenen) Wirbelkörper vollständig und verschmelzen mit den entsprechenden oberen und unteren knöchernen Bogenstücken zur Bildung eines vollständigen Wirbels (Fig. 842 *a*, *b*). In der Rumpfregion treten bei *Selachiern* obere, bei *Polypterus, Salmo, Clupea* obere und untere Rippen auf; den übrigen Fischen kommen nur untere Rippen (Pleuralbogen) zu. In der

Schwanzregion schließen sich letztere zu den Haemalbogen zusammen mit Ausnahme der *Teleosteer,* deren Haemalbogen bloß durch die zusammengeschlossenen Basalstümpfe gebildet werden. Dazu treten oft als Ossifikationen der intermuskulären Ligamente die y-förmigen Fleischgräten auf. Die Wirbelsäule endet häufig mit einem stabförmigen Skeletstück *(Urostyl);* die ventral demselben ansitzenden, zu Platten vergrößerten und als Träger der Schwanzflosse fungierenden Haemalbogen werden *Hypuralia* genannt.

Auch der Schädel zeigt eine Reihe fortschreitender Entwicklungsstufen bis zu dem knöchernen Schädel der Teleosteer. Er bildet bei den *Selachiern* eine einheitliche Knorpelkapsel, deren Occipitalregion basal von der Chorda dorsalis durchsetzt wird (Fig. 843). Bei den Stören (Fig. 868) kommen zu der knorpeligen Schädelkapsel Knochenstücke hinzu, und zwar ein platter Basilarknochen, *Parasphenoideum,* sowie ein System von Deckknochen der Haut. Auch an dem knöchernen Schädel der übrigen Fische bleiben noch zusammenhängende Abschnitte des knorpeligen Primordialcraniums zurück *(Amiatus,* Hecht, Lachs) (Fig. 846); am längsten erhalten sich die Knorpelreste der Ethmoidalregion *(Silurus, Cyprinus).*

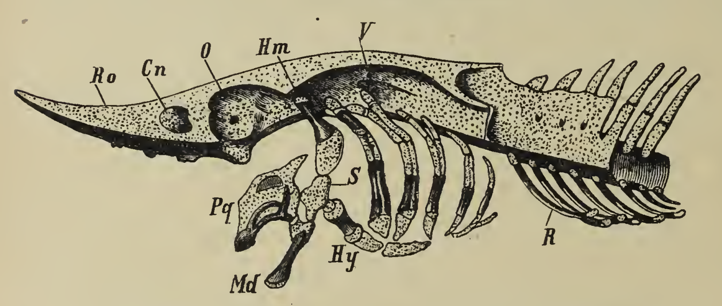


Fig. 868. Kopfskelet des Störs (nach Wiedersheim).

Ro Rostrum, *Cn* Cavum nasale, *O* Orbita, *Hm* Hyomandibulare, *S* Symplecticum, *Pq* Palatoquadratum, *Md* Unterkiefer, *Hy* Zungenbein, *V* Vagusloch, *R* Rippen.

Die Verbindung des Schädels (Fig. 846, 869) mit der Wirbelsäule entbehrt in der Regel einer Artikulation, das *Basioccipitale* besitzt die konische Vertiefung und Gestalt des Wirbelkörpers, es bildet die ventrale Begrenzung des Hinterhauptloches (Foramen magnum). Ihm folgen zur Seite die *Occipitalia lateralia* (mit den Öffnungen zum Durchtritt des Vagus und Glossopharyngeus), während das durch eine starke Crista ausgezeichnete *Supraoccipitale* den dorsalen Abschluß bildet. Zwischen letzterem und dem Occipitale laterale liegt das *Epioticum (Exoccipitale).* An ersteres schließen sich vorn das *Opisthoticum,* von sehr verschiedener Größe und Form (sehr groß bei *Gadus,* klein bei *Esox*) und das *Prooticum,* welches von Öffnungen zum Durchtritt des Trigeminus durchbrochen wird. Dazu kommt als äußeres Belegstück das *Squamosum (Pteroticum),* das zur Verbindung mit dem *Hyomandibulare* dient. An der Schädelbasis findet sich ein *Basisphenoideum.* Die Unterfläche der Schädelkapsel wird von dem langen *Parasphenoideum* bedeckt. Die Seitenwände des Schädels werden durch zwei Paare von Flügelknochen *(Orbitosphenoideum, Alisphenoideum)* gebildet. Von diesen legt sich das hintere Paar an die

Schenkel des Parasphenoids an und ist mit seinen Öffnungen für die Augennerven und den Orbitalast des Trigeminus fast immer nachweisbar. Die Stücke des vorderen Paares *(Orbitosphenoid)* vereinigen sich oft am Boden des Schädels zur Herstellung eines medianen Knochens, der bei Reduktion der Schädelhöhle durch ein knorpeliges oder häutiges Septum vertreten ist. Das Schädeldach wird von knöchernen Platten gebildet. An das *Occipitale superius* schließen vorne zwei *Parietalia*, an diese das große *Frontale* an, zu dessen Seiten ein zum *Squamosum* reichendes und an

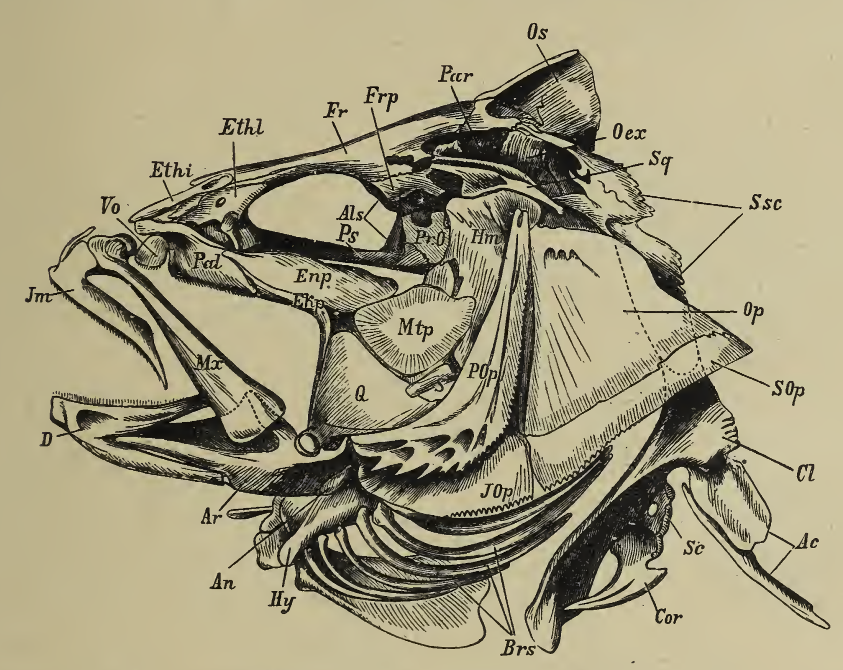


Fig. 869. Kopfskelet von *Perca fluviatilis* (aus règne animal).

Os Supraoccipitale, *Oex* Exoccipitale (Epioticum), *Par* Parietale, *Sq* Squamosum, *Fr* Frontale, *Frp* Postfrontale, *PrO* Prooticum, *Als* Alisphenoideum, *Ps* Parasphenoideum, *Ethi* Ethmoideum medium, *Ethl* E. laterale (Praefrontale), *Hm* Hyomandibulare, *S* Symplecticum, *Q* Quadratum, *Mtp* Metapterygoideum, *Enp* Entopterygoideum, *Ekp* Ectopterygoideum, *Pal* Palatinum, *Vo* Vomer, *Jm* Intermaxillare, *Mx* Maxillare, *D* Dentale, *Ar* Articulare, *An* Angulare, *Op* Operculum, *POp* Praeoperculum, *SOp* Suboperculum, *JOp* Interoperculum, *Hy* Hyoidbogen, *Brs* Radii branchiostegi, *Cl* Claviculare (Cleithrum Gegenbaur), *Sc* Scapulare, *Cor* Coracoideum, *Ssc* Supraclavicularia, *Ac* accessorische Stücke.

der Gelenkverbindung mit dem Kieferstiel beteiligtes *Postfrontale (Sphenoticum)* liegt.

In der Ethmoidalregion finden wir in der Verlängerung der Schädelbasis einen unpaaren Knorpel oder Knochen, das *Ethmoideum medium*, von der großen, an das Parasphenoid anschließenden *Vomer*platte ventralwärts überdeckt, und zwei seitliche paarige Knochenstücke, *Ethmoidea lateralia (Praefrontalia)*, welche von den Geruchsnerven durchbohrt werden und die Stütze der Nasengruben bilden. Endlich treten (zum Schutze der Seitenorgane des Kopfes) als akzessorische Hautknochen die *Ossa infraorbitalia* und *supratemporalia* auf.

Was das Visceralskelet betrifft, so findet sich bei *Selachiern* und *Stören* ein am Schläfenteil des Schädels befestigter Kieferstiel *(Hyomandibulare)*, der dem aus *Palatoquadratum* und *Unterkiefer* bestehenden Kieferbogen und dem Zungenbein zur Befestigung dient (Fig. 843, 868). Der obere Abschnitt des ersteren *(Palatoquadratum)* ist meist am Schädel durch Bänder beweglich befestigt. Bei den Knochenfischen (Fig. 846, 869) und Stören (Fig. 868) erscheint der Kieferstiel in zwei Stücke *(Hyomandibulare* und *Symplecticum)* und bei ersteren das Palatoquadratum in eine größere Anzahl von Knochen gegliedert: zuerst das *Quadratum*, welches das Unterkiefergelenk trägt; an dieses schließen vorne die Pterygoidea *(Meta, Ecto-* und *Entopterygoideum)* an; dann folgt das Gaumenbein *(Palatinum)* und der Oberkieferapparat, mit dem an der Schnauzenspitze meist beweglich verschiebbaren Zwischenkiefer *(Prae-* oder *Intermaxillare)* und dem sehr variabeln, meist zahnlosen Oberkiefer *(Maxillare)*. Die beiden Äste des Unterkiefers sind in der Mittellinie nur selten verwachsen und zerfallen mindestens in ein hinteres *Articulare* und ein vorderes *Dentale*, zu dem meist noch ein *Angulare* und *Operculare (Spleniale)* hinzukommen.

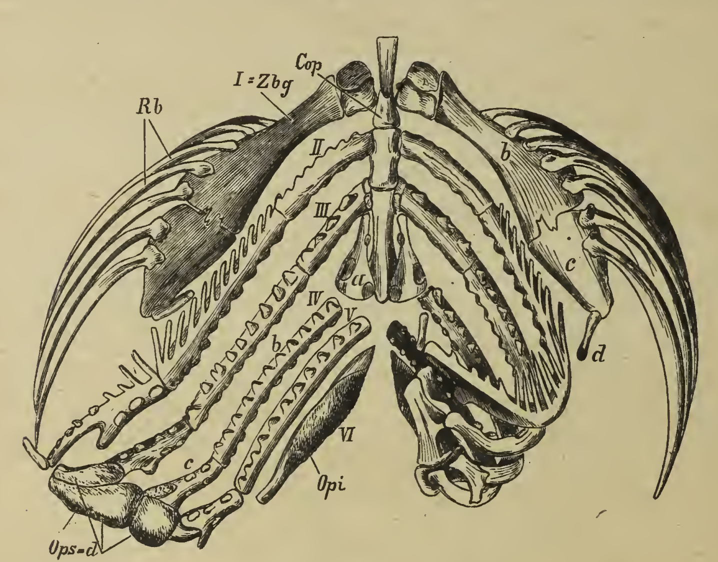


Fig. 870. Zungenbein und Kiemenbogen von *Perca fluviatilis* (aus règne animal).

I (Zbg) Zungenbeinbogen, *II—V* Kiemenbogen, *a, b, c, d* Glieder derselben, die obersten Stücke sind die Ossa pharyngealia superiora *(Ops)*, *VI (Opi)* die unteren Schlundknochen (O. pharyngealia inferiora), *Cop* Copulae, *Rb* Radii branchiostegi.

An das Hyomandibulare schließt sich der Kiemendeckel an, an welchem vier Knochenstücke, das sich an das Hyomandibulare anlegende *Praeoperculum*, sodann *Operculum*, *Suboperculum* und *Interoperculum*, unterschieden werden.

Hinter dem Kieferbogen folgt noch ein System von gleichwertigen, die Rachenhöhle umgürtenden, ventral durch *Copulae* verbundenen Bögen, von denen der vordere als Zungenbeinbogen am äußeren Rande eine Anzahl von Stäben *(Radii branchiostegi)* zur Stütze der sog. Kiemenhaut trägt, die übrigen als Kiemenbögen zum Tragen der Kiemenblättchen dienen (Fig. 870).

Bei den Teleosteern entwickeln sich in der Regel vier Bögen zu Kiementrägern, während der hintere, auf den ventralen Abschnitt reduziert, die sog. unteren Schlundknochen *(Pharyngealia inferiora)* bildet. Die oberen, an der Schädelbasis sich anlegenden Knochenstücke der Kiemenbögen werden als obere Schlundknochen *(Pharyngealia superiora)* bezeichnet.

Das System der unpaaren Flossen ist der embryonalen Anlage nach auf eine mediane, über den Rücken und Schwanz bis zum After reichende kontinuierliche Flosse zurückzuführen, welche später durch Einschnitte

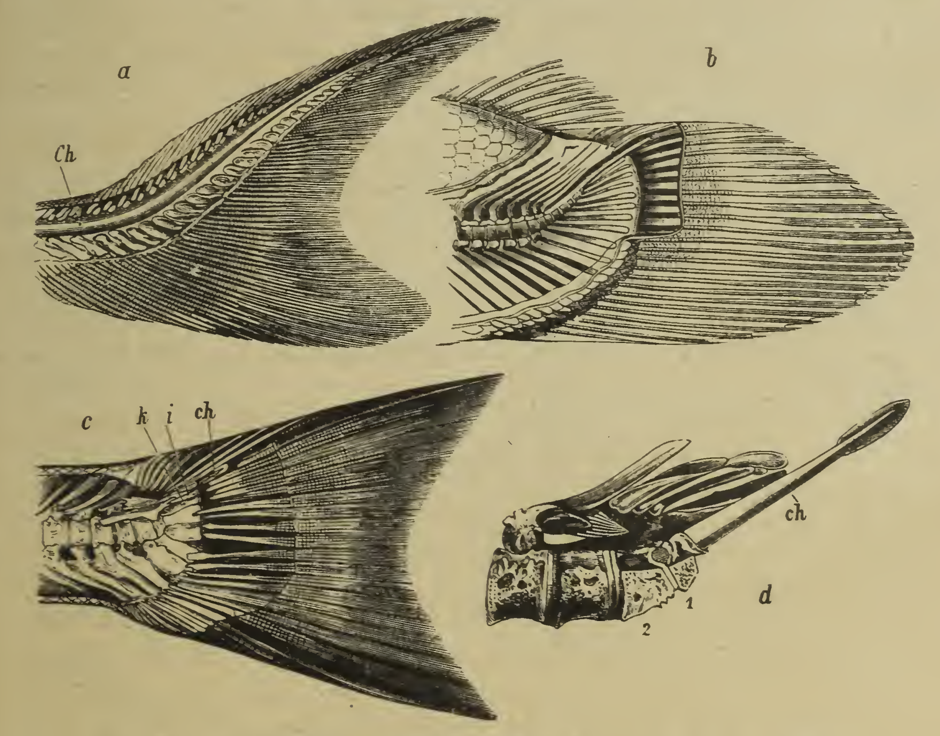


Fig. 871. Schwanzflosse *a* von *Acipenser sturio*, *b* von *Amiatus calvus*, *c* von *Salmo salar* (*b*, *c* nach Kölliker).
Ch Chorda dorsalis, *i* erster, *k* zweiter Flossenstrahlträger am Chordaende.
d Ende der Wirbelsäule von *Salmo salar* (nach Kölliker).
1 letzter, *2* zweitletzter Wirbelkörper, *ch* Chordastab mit Knorpelplatten an seinem Ende.

unterbrochen wird, so daß sich dann in der Regel drei Partien als Rückenflosse *(Pinna dorsalis)*, Schwanzflosse *(Pinna caudalis)* und Afterflosse *(Pinna analis)* sondern (Fig. 867). Das Skelet der unpaaren Flossen wird von basalen knorpeligen oder knöchernen *Flossenträgern* gebildet, während der periphere Flossensaum bei *Elasmobranchiern, Dipnoërn* durch Hornfäden gestützt wird. Bei den Fischen mit knöchernem Skelet sind im Flossensaume knöcherne *Flossenstrahlen* vorhanden, bei den *Teleosteern* entweder harte, spitze Knochenstacheln, sog. Stachelstrahlen, oder weiche gegliederte Knochenstrahlen. Die Schwanzflosse setzt sich in der Regel aus einer Ab-

teilung der dorsalen und ventralen, ursprünglich kontinuierlichen Flosse zusammen, variiert aber in der Form mannigfach. Bei den tiefer stehenden Fischen ist der ventrale Teil der Schwanzflosse bedeutender entfaltet und der Schwanzteil der Wirbelsäule dorsal aufwärts gekrümmt, wobei dorsaler und ventraler Lappen der Schwanzflosse äußerlich asymmetrisch erscheinen. Eine solche Schwanzflosse heißt *heterocerk*. Die *homocerke* Schwanzflosse erscheint äußerlich dorsoventral symmetrisch entwickelt. Aber auch in diesem Falle steigt das Achsenskelet im Schwanze dorsalwärts empor, so daß dabei eine innerliche Heterocercie besteht (Fig. 871). Doch gibt es Fälle, wo das Achsenskelet gerade bis hinten verläuft und die Schwanzflosse somit auch innerlich dorsoventral symmetrisch ist. Eine solche Schwanzflosse heißt *diphycerk*.

Die paarigen Extremitäten erscheinen in der den Fischen eigentümlichen Flossenform; die vorderen werden als *Brustflossen*, die hinteren als *Bauchflossen* bezeichnet. Die ersteren heften sich unmittelbar hinter den Kiemen an, während die beiden in der Mittellinie genäherten Bauchflossen weit nach hinten meist am Bauche, zuweilen zwischen die ersteren gerückt, selbst weit vorn an der Kehle liegen (Bauch-, Brust- und Kehlflosser). In seltenen Fällen fehlen infolge von Rückbildung die Bauchflossen *(Aale)* und auch die Brustflossen *(Muraena)*.

Der Schultergürtel ist bei den *Selachiern* (Fig. 843) ein einfacher unpaarer Knorpelbogen. Schon bei den Stören wird dieser primäre Schultergürtel durch aufgelagerte Hautknochen *(Claviculare, Cleithrum)* in die bei *Teleosteern* bestehende Form übergeführt, indem auch im Knorpel selbst entstehende Ossifikationen die als *Scapulare, Coracoideum*, bezw. *Procoracoideum* bezeichneten Stücke liefern. An das *Claviculare* (*Cleithrum* Gegenbaur) sich dorsal anschließende Knochen, die *Supraclavicularia* (*Supracleithralia* Gegenbaur), vermitteln die Befestigung des Schultergürtels am Schädel (Fig. 869). Der Beckengürtel bleibt stets ohne Verbindung mit dem Achsenskelet. Er tritt bei *Selachiern* in Form eines Knorpelbogens auf. Bei den übrigen Fischen geht er (ausgenommen *Crossopterygier* und *Dipnoër*) verloren und wird durch ein aus Radien der Flosse hervorgegangenes Skeletstück ersetzt.

Das Skelet der freien Flosse besteht aus einem oder mehreren Basalia mit einer größeren Zahl peripheriewärts angefügter Seitenstrahlen. An letztere schließen sich bei *Selachiern* und *Dipnoërn* die von der Haut aus entstandenen Hornfäden des Flossensaumes an (Fig. 847 *a*). In der Reihe der übrigen Fische zeigt das primäre Stammskelet eine weitgehende Reduktion, während das sekundäre Hautskelet des Flossensaumes in Form knöcherner Flossenstrahlen eine größere Entfaltung erfährt.

Das Nervensystem der Fische zeigt im Vergleiche zu den höheren Vertebraten einfache Verhältnisse. Am Gehirn (Fig. 872) bleiben die Großhirnhemisphären klein, wogegen Mittel- und Hinterhirn stark entwickelt sind. Am Zwischenhirn springen ventral die für die Fische charakteristischen

Lobi inferiores vor. Die Lobi olfactorii, von denen die Riechnerven entspringen, erscheinen als gesonderte, zuweilen mächtige Anschwellungen. An dem Nachhirne, der Medulla oblongata, entwickeln sich oft seitliche Anschwellungen, die *Lobi posteriores,* so bei Haien u. a. am Ursprunge des Vagus, bei den elektrischen Rochen als großer *Lobus electricus* (Fig. 80). Das Rückenmark, welches an Masse das Gehirn bedeutend überwiegt, erstreckt sich in der Regel durch den ganzen Rückgratskanal und zeigt in einigen Fällen *(Trigla, Mola)* an seinem vorderen Abschnitte dem Ursprunge der Spinalnerven entsprechende paarige oder unpaare Anschwellungen.

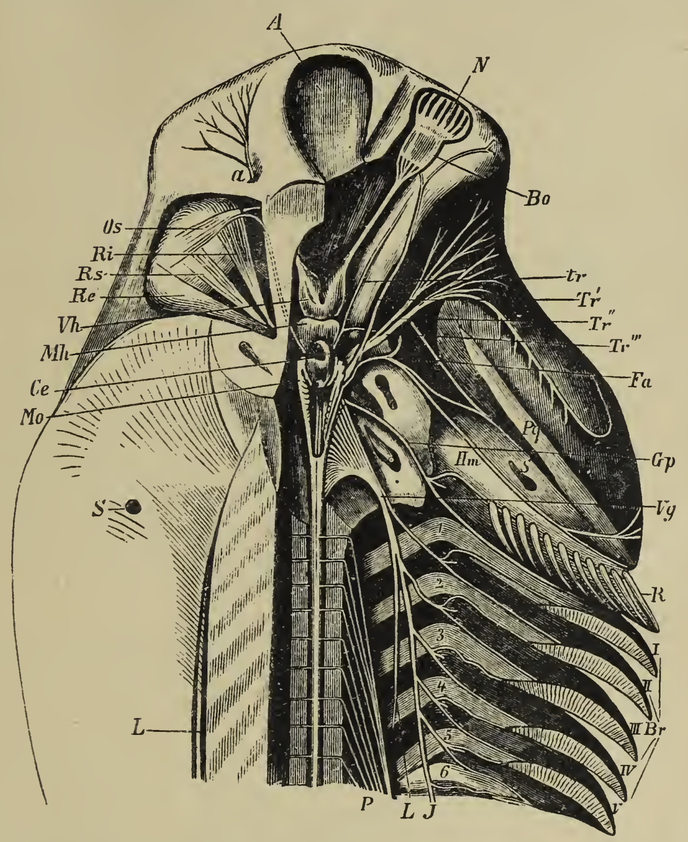


Fig. 872. Kopf mit freigelegtem Gehirn und vorderem Teil des Rückenmarkes von *Hexanchus griseus* (nach Gegenbaur).

Rechterseits sind die Nerven frei präpariert; das rechte Auge ist entfernt. *A* Vordere Schädellücke, *N* Nasenkapsel, *Vh* Vorderhirn, *Mh* Mittelhirn, *Ce* Cerebellum, *Mo* Medulla oblongata, *Bo* Bulbus olfactorius, *tr* Trochlearis, *Tr'* erster Ast des Trigeminus, *a* Endzweig desselben auf der Ethmoidalregion, *Tr''* zweiter, *Tr'''* dritter Trigeminusast, *Fa* Facialis, *Gp* Glossopharyngeus, *Vg* Vagus, *L* Ramus lateralis, *J* Ramus intestinalis, *Os* Musculus obliquus superior, *Ri* M. rectus internus, *Re* M. rectus externus, *Rs* M. Rectus superior, *S* Spritzloch, *Pq* Palatoquadratum, *Hm* Hyomandibulare, *R* Kiemenhautstrahlen, *I—VI* Kiementaschen, *1—6* Kiemenbogen, *Br* Kiemen, *P* Spinalnerven.

Als Tastorgane finden sich bei den Fischen sog. *Endknospen (becherförmige Organe)* über den ganzen Körper verbreitet, am zahlreichsten an den Flossen, Lippen und Barteln. Sie ragen meist kuppenförmig über das Niveau der Epidermis und bestehen aus zentralen Sinneszellen und sie umschließenden Hüllzellen. Gleiche in der Mundhöhle auftretende Endknospen dürften kaum als *Geschmacksknospen* fungieren.

Desgleichen gehören wohl in die Kategorie der Tastorgane die Sinneshügel der *Seitenlinie* (Fig. 873). Der Bau dieser Sinnesorgane unterscheidet sich von jenem der Sinnesknospen dadurch, daß die mit Stiften ausgestatteten

Sinneszellen kürzer als die umschließenden Hüllzellen sind. Sie liegen in Rinnen oder Kanälen der Epidermis, gewöhnlich von Schuppen und Kopfknochen eingelagert, und sind in drei Reihen (einer supra-, einer suborbitalen und einer mandibularen Reihe) am Kopfe, am Rumpfe in der sog.. Seitenlinie angeordnet. In die Gruppe dieser Organe sind ferner die *Nervensäckchen* der Störe, die *Lorenzinischen Ampullen (Gallertröhren)* der Selachier, welche die Gestalt ampullenförmig beginnender Röhren besitzen, und die unter der Haut gelegenen abgeschlossenen *Savischen Bläschen* des Zitterrochens zu rechnen. Alle zuletzt genannten Sinnesorgane erscheinen auf den Kopf und vorderen Rumpfabschnitt beschränkt und sind in größter Zahl an der Schnauze zu finden. Die sog. *Seitenlinien* funktionieren als Organe, durch welche dem Tiere Bewegungen des Wassers mitgeteilt werden. Früher wurden sie als Organe eines sechsten Sinnes gedeutet.

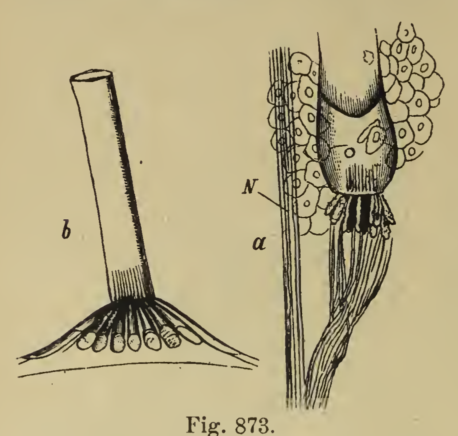


Fig. 873.
a Seitenorgan am Schwanze des Plötz.
N Nerv.
b Seitenorgan am Kopfe, wahrscheinlich eines jungen Brachsen (nach Fr. E. Schulze).

Alle Fische besitzen paarige, mit Ausnahme der *Dipnoër* blindgeschlossene Nasenhöhlen, an deren innerer in Falten erhobener Schleimhaut zwischen Wimperzellen die Riechzellen, zuweilen in Geruchsknospen angeordnet, liegen.

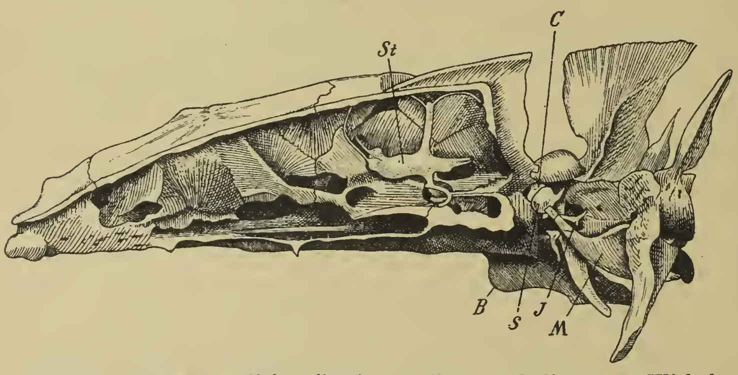


Fig. 874. Schädel, seitlich teilweise eröffnet, und die ersten Wirbel des Karpfen *(Cyprinus carpio)* (nach E. H. Weber).
B Fortsatz des Basioccipitale, *C, J, M, S* Webersche Knöchelchen, *St* Statisches Organ.

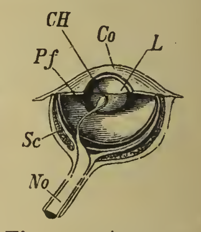


Fig. 875. Auge von *Esox lucius*, horizontaler Durchschnitt (aus Gegenbaur).
Co Cornea, *L* Linse, *Pf* Processus falciformis, *CH* Campanula Halleri, *No* Nervus opticus, *Sc* Verknöcherungen der Sclera.

Das *statische Organ* reduziert sich auf das häutige Labyrinth, das in Utriculus mit drei Bogengängen und Sacculus mit kleiner Lagena ge-

gliedert ist. Es liegt bei *Chimaeren* und *Teleosteern* sowie *Ganoiden* zum Teil frei in der Schädelhöhle und steht bei den *Elasmobranchiern* mittels des Ductus endolymphaticus mit der Hautoberfläche in Zusammenhang (Fig. 104 *a*). Bemerkenswert ist die Beziehung, welche bei einigen Knochenfischen zwischen statischem Organ und Schwimmblase besteht. Bei einigen *Clupeiden, Serraniden, Gadiden, Spariden* sind es zwei blindendigende Fortsätze der Schwimmblase, die an den perilymphatischen Raum des statischen Organs anstoßen, während bei den *Ostariophysi (Cypriniden, Siluriden* u. a.) durch eine Reihe von den vordersten Wirbeln entstammenden Knöchelchen (Weberscher Apparat) (Fig. 874) diese Verbindung hergestellt wird. Durch diese Einrichtungen empfängt das Tier vom Ausdehnungszustande der Schwimmblase Kunde.

Die Augen charakterisieren sich durch eine überaus flache *Cornea* und eine große, fast kugelrunde Linse, die mit ihrer vorderen Fläche aus

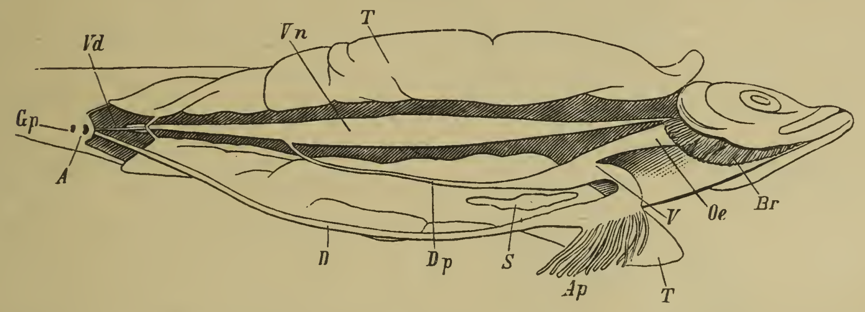


Fig. 876. Darmkanal und Geschlechtsorgane von *Clupea harengus* (nach Brandt).
Br Kiemen, *Oe* Oesophagus, *V* Magen, *Ap* Appendices pyloricae, *D* Darm, *A* Afteröffnung, *Vn* Schwimmblase, *Dp* Luftgang, *S* Milz, *T* Hoden, *Vd* sein Ausführungsgang, *Gp* Urogenitalöffnung.

der Pupille weit hervorragt (Fig. 875). Die Sklera enthält Knorpel oder auch Knochen. Ein Ciliarkörper fehlt. Als eigentümliche Bildung des Fischauges ist der *Processus falciformis* (fehlt den *Elasmobranchiern* und *Dipnoërn*) hervorzuheben, eine die Retina durchsetzende, durch die embryonale Chorioidealspalte eintretende Falte der Chorioidea, die sich mit ihrem als *Campanula Halleri* (Musculus retractor lentis) bekannten muskulösen Vorderende an der Linse befestigt. Die Campanula Halleri bewirkt die Akkommodation durch Annäherung der Linse an die Netzhaut. An der Eintrittsstelle der Sehnerven findet sich bei einigen *Teleosteern* und *Amiatus* die sog. *Chorioidealdrüse*, ein Wundernetz.

Eine Anzahl von Fischen *(Gymnotus, Malopterurus, Astroscopus,* Zitterrochen) besitzen elektrische Organe. Ähnlich gebaute Organe, jedoch ohne bemerkenswerte Elektrizitätswirkung, werden bei *Mormyrus, Gymnarchus* und *Raja* gefunden (vgl. pag. 131 und Fig. 79—81).

Die Verdauungsorgane beginnen mit der meist am Vorderende des Kopfes, seltener ventral gelegenen Mundöffnung; letztere stellt sich in der Regel als Querspalte dar und kann zuweilen mittelst verschiebbarer Stiel-

knochen des Zwischen- und Oberkiefers vorgestreckt werden *(Labriden)*. Mund- und Rachenhöhle zeichnen sich durch Weite und Reichtum an Zähnen aus. Oft finden sich im Oberkieferapparate zwei parallele Bogenreihen von Zähnen, eine äußere im Zwischenkiefer und eine innere an den Gaumenbeinen, wozu noch eine mittlere unpaare Zahnreihe des Vomer hinzukommt. Dem Unterkiefer gehört nur eine Bogenreihe von Zähnen an. Auch am Zungenbein, am Oberkiefer und Parasphenoideum sowie in der Regel auch an den Kiemenbögen und besonders an den oberen und unteren Schlundknochen können Zähne auftreten (Fig. 846, 870). Nach der Form unterscheidet man spitze, kegelförmige *Fangzähne* (Kamm-, Bürsten-, Sammetzähne) und breite *Mahlzähne*.

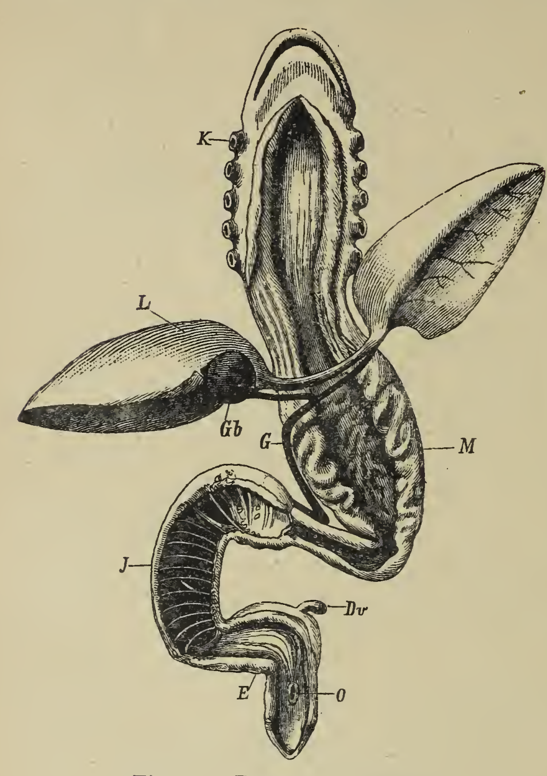


Fig. 877. Darm von *Torpedo*.

K Kiemenlöcher, *M* Magen, *L* Leber, *Gb* Gallenblase, *G* Gallengang, *J* Darm mit Spiralklappe, *E* Enddarm, *Dv* drüsiges Divertikel (Rektaldrüse), *O* Einmündung der Ovidukte.

Am Boden der Mundhöhle kommt eine nur kleine, kaum bewegliche Zunge zur Entwicklung, der Rachen wird seitlich von den Kiemenspalten durchbrochen. Es folgt dann eine meist kurze, trichterförmige Speiseröhre und ein weiter Magenabschnitt, der sich häufig in einen ansehnlichen Blindsack auszieht (Fig. 876). Am Anfange des längeren, durch eine Klappe abgesetzten Mitteldarmes erheben sich bei den Ganoiden und zahlreichen Knochenfischen blinddarmförmige Anhänge *(Appendices pyloricae)*. Die Innenfläche des meist in mehrfachen Schlingen gewundenen Darmes zeichnet sich durch die Längsfalten der Schleimhaut aus, nur selten kommen Darmzotten vor; hingegen besitzt der hintere Darmabschnitt der *Elasmobranchier, Ganoiden* und *Dipnoër* eine eigentümliche, schraubenförmig gewundene Längsfalte, die sog. Spiralklappe, welche zur Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche wesentlich beiträgt. Ein Rectum ist keineswegs überall scharf gesondert und dann nur überaus kurz, bei den Selachiern mit einem blindsackartigen Anhang versehen (Fig. 877). Der After liegt in der Regel weit nach hinten und stets bauchständig, bei den Kehlflossern und einzelnen

Knochenfischen ohne Bauchflossen rückt er auffallend weit nach vorne bis an die Kehle. Die Ausmündung des Darmes erfolgt direkt oder *(Elasmobranchii, Dipnoi)* mittelst einer Kloake, in der auch Harn- und Genitalorgane münden. Im ersteren Falle liegt die Afteröffnung vor der Mündung der Harn- und Geschlechtsorgane. Speicheldrüsen fehlen den Fischen, dagegen findet sich stets eine große, fettreiche, meist mit einer Gallenblase versehene Leber sowie in der Regel auch eine Bauchspeicheldrüse; letztere erscheint zuweilen in kleine, im Mesenterium eingeschlossene Drüsengruppen verteilt oder, wie beim Karpfen, *Morone (Labrax), Gobius* u. a., in die Leber eingebettet.

Auch bei den Fischen (mit einigen Ausnahmen wie *Elasmobranchii, Pleuronectidae, Scopelidae* u. a.) findet sich ein den Lungen der übrigen Wirbeltiere homologes Organ, das bei *Dipnoërn, Lepisosteus, Amiatus* mit Parietalzellen ausgestattet als Lunge fungiert (Fig. 878) (wahrscheinlich ist auch die zellig gebaute Schwimmblase von *Gymnarchus* und *Arapaima* sowie die stark vaskularisierte Schwimmblase von *Umbra* respiratorisch), bei den übrigen Fischen an der Innenfläche meist glattwandig ist und zur Schwimmblase wird, die sich funktionell als hydrostatischer Apparat erweist. Es ist fast stets ein unpaarer, selten *(Polypterus, Protopterus, Lepidosiren)* paarig geteilter, mit Luft gefüllter Sack, der an der Wirbelsäule über dem Darm liegt. Er steht bei den *Ganoiden, Dipnoërn* und einer Anzahl von Teleosteern *(Malacopterygii, Ostariophysi, Apodes, Haplomi),* die als *Physostomi* bezeichnet werden, mit dem Darm durch den Luftgang *(Ductus pneumaticus)* in Verbindung (Fig. 876). Die Einmündung des letzteren liegt bei *Polypterus* und den *Dipnoi* ventral, sonst dorsal. Zahlreichen Teleosteern (den sog. *Physoclisti)* dagegen fehlt der Luftgang und die Schwimmblase ist geschlossen. Bei einer Anzahl von *Clupeiden* besitzt die Schwimmblase eine zweite, postanale Öffnung nach außen. In der Form variiert die Schwimmblase mannigfach; zuweilen erscheint sie durch eine quere Einschnürung in einen vorderen und hinteren Sack abgeschnürt (Karpfen) oder ist mit Ausstülpungen versehen (so besonders bei den *Sciaeniden*), oder durch innere Septa in einzelne Kammern untergeteilt (zahlreiche *Triglidae* und *Siluridae*). Ihre Wand wird aus einer äußeren elastischen, zuweilen mit Muskeln versehenen Haut und einer inneren Schleimhaut gebildet; auch können Ossifikationen ihrer Wand eintreten *(Acanthopsidae).* Zuweilen treten sog. rote Körper (Wundernetze) auf, über welchen das Innenephithel der Schwimmblase drüsig ausgebildet ist (Gasdrüse). Der bei einigen Fischen bestehenden Beziehungen der Schwimmblase zum statischen Organ wurde bereits gedacht.

Als Respirationsorgane finden sich überall an den zwischen Schlund und Körperwand vorhandenen Spalten Kiemen. Bei den *Selachiern* sind es durch ebensoviel äußere als innere seitliche Öffnungen mündende Taschen, an deren vorderen und hinteren durch Knorpelstäbchen gestützten Wänden die Kiemenblättchen gelegen sind (Fig. 879 *a*). In der Regel

finden sich 5 Paare Kiementaschen, von denen die letzte nur an ihrer Vorderwand eine Kiemenblättchenreihe besitzt. Dazu kommt häufig noch ein zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen verlaufender Gang, eine rudimentäre Kiementasche, das sog. *Spritzloch*, an welchem Rudimente von Kiemenblättchen ohne respiratorische Bedeutung, die *Pseudobranchie* des Spritzloches, sich finden. Bei *Ganoiden* und *Teleosteern* sind die Kiementaschen verkürzt und die lanzettförmigen Kiemenblättchen sitzen in Doppelreihen den vier Kiemenbogen auf, jederseits vier kammförmige Kiemen bildend (bei einigen *Plectognathi* u. a. auf drei reduziert), die von einem Kiemendeckel und der Branchiostegalmembran (Kiemenhaut) überdeckt werden (Fig. 879 *b*); dadurch entsteht eine Kiemenhöhle mit einfacher hinterer Kiemenspalte. Auch an der Innenseite des Kiemendeckels finden sich Kiemenblättchen, die bei vielen *Ganoiden* wie auch bei *Chimaera* als Kiemen *(Nebenkieme, Kiemendeckelkieme)* fungieren, bei *Teleosteern* aber die respiratorische Bedeutung verloren haben und als *Pseudobranchie des Kiemendeckels* bezeichnet werden. Ferner kommt noch ein Spritzloch, zuweilen *(Störe)* mit einer Pseudobranchie, den meisten *Ganoiden* zu. Zwischen den Kiementaschen der Selachier und den von einem Kiemendeckel überdeckten Kammkiemen der Ganoiden und Teleosteer steht die Kiemenbildung der *Chimaeren* unter den Elasmobranchiern, indem hier die Kiementaschen weniger lang sind und die Taschensepta nur bis zum distalen Ende der Kiemenblättchen reichen; dazu kommt eine die Kiemen überdeckende, am Hyomandibulare entspringende Hautfalte, die einen Kiemendeckel bildet.

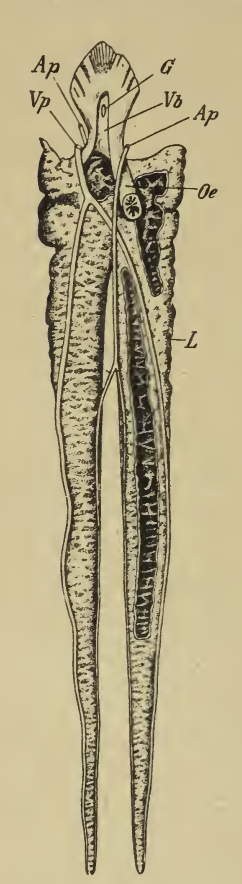


Fig. 878. Lunge von *Protopterus annectens*, teilweise eröffnet (nach W. N. Parker). *L* Lunge, *Vb* Vestibulum der Lunge, *G* Einmündung der Lunge in den Pharynx, *Oe* Oesophagus, *Ap* Lungenarterien, *Vp* Lungenvene.

Äußere Kiemen finden sich bei den Embryonen von *Elasmobranchiern, Lepidosiren* und *Polypterus*, ferner drei Paar rudimentärer äußerer Kiemen neben den hier auch vorhandenen inneren Kiemen bei *Protopterus* vor.

Bei einer Anzahl von Fischen, meist solchen, die auch außerhalb des Wassers Aufenthalt nehmen können, sind *akzessorische Atmungsorgane* vorhanden, welche von der gefäßreichen Kiemenhöhlenhaut aus ihre Entstehung nehmen. Sie stellen entweder labyrinthförmige Höhlungen im oberen vergrößerten Kiemenbogenknochen des 1. Kiemenbogens (*Labyrinthfische*, Fig. 880) oder, wie bei gewissen Siluriden (*Clarias, Heterobranchus*), baumförmig verästelte Anhänge an ein bis zwei Kiemen-

bogen vor, die in eine dorsale Erweiterung der Kiemenhöhle hineinragen; ein gleicher spiraliger Anhang (sog. Kiemenschnecke) findet sich bei einigen *Clupeiden* und *Heterotis.* Bei *Saccobranchus* und *Amphipnous* sind die akzessorischen Atmungsorgane dagegen in Form sackförmiger Ausstülpungen der dorsalen Kiemenhöhlenschleimhaut ausgebildet. Gleicherweise ist auch die Darmatmung bei *Misgurnus fossilis* und einigen südamerikanischen Süßwasserwelsen *(Callichthys, Loricaria* u. a.) aufzufassen, indem bei diesen Fischen Luft in den sehr gefäßreichen Darm aufgenommen und durch den After ausgestoßen wird.

Die Kreislaufsorgane der Fische (Fig. 149) zeigen ursprüngliche, mit den embryonalen Zuständen der höheren Vertebraten übereinstimmende Verhältnisse. Das Herz liegt weit vorn hinter dem Kopfe und dem Kiemengerüst, von einem Herzbeutel umschlossen, dessen Innenraum bei den Selachiern und Stören mit der Pleuroperitonealhöhle durch einen sekundär entstandenen Kanal kommuniziert. Das *Herz* erscheint als einfaches venöses Kiemenherz, aus einem dünnwandigen weiten Vorhof und einer sehr kräftigen muskulösen Kammer zusammengesetzt, welche von jenem durch zwei Taschenklappen getrennt ist. Bei *Selachiern, Ganoiden* und *Dipnoërn* schließt sich an die Herzkammer ein besonderer Herzabschnitt mit 2 bis 8 Reihen halbmondförmiger Klappen, der *Bulbus cordis* oder *Conus arteriosus* (Fig. 881), an, der bei den Knochenfischen rückgebildet ist. Dagegen beginnt bei letzteren der Truncus arteriosus (Aorta ascendens) mit einer zwiebelförmigen Erweiterung, dem *Bulbus arteriosus.* Der Truncus arteriosus teilt sich in paarige, der Zahl der Kiemenbogen entsprechende Gefäßbogen, in deren Verlauf das respiratorische Kapillarnetz der Kiemenblättchen eingeschaltet ist (Fig. 854 *a*, 139). Die aus dem Kapillarnetz hervorgehenden Gefäße (Epibranchialarterien) vereinigen sich zur Aorta descendens; die vorderste Epibranchialarterie entsendet die

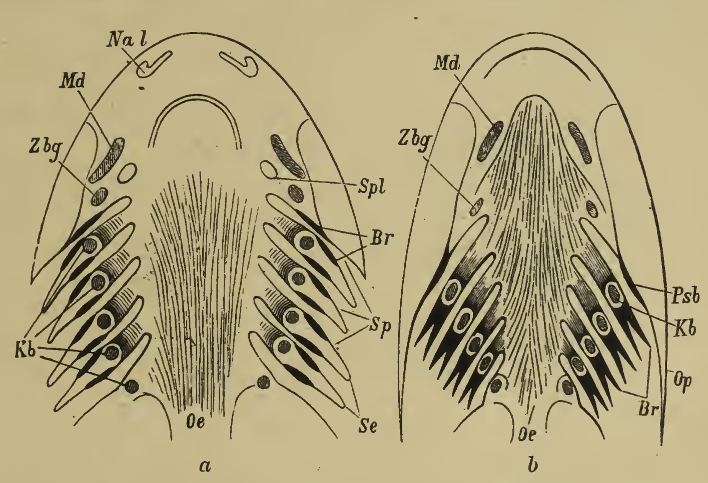


Fig. 879. Horizontalschnitt durch die Kiemenhöhle mit Ansicht ihres Daches, *a* eines Haies, *b* eines Teleosteers (nach Gegenbaur, verändert).

Nal Nasenloch, *Md* Mandibel, *Zbg* Zungenbeinbogen, *Kb* Kiemenbogen, *Oe* Oesophagus, *Spl* Spritzloch, *Br* Kiemen, *Sp* Kiemenspalten, *Se* Septa der Kiementaschen, *Psb* Pseudobranchie des Kiemendeckels (Kiemendeckelkieme), *Op* Kiemendeckel.

Gefäße des Kopfes. Das Venensystem besteht aus zwei vorderen (Jugularvenen) und hinteren Kardinalvenen, die sich jederseits zu einem Querkanal (Ductus Cuvieri) vereinigen. Letztere münden in einen vor dem Atrium gelegenen Sinus venosus ein. Aus den Ästen der Kaudalvene entwickelt sich der Pfortaderkreislauf der Niere, aus dem das Blut dann in die hinteren Kardinalvenen gelangt. Das Venenblut des Darmes wird durch die Pfortader zur Leber geführt, in welcher es den Pfortaderkreislauf speist; eine oder mehrere Lebervenen führen dasselbe zwischen den beiden Ductus Cuvieri in den Sinus venosus. Bei den *Dipnoi* und *Polypterus* ist bereits eine untere Hohlvene vorhanden. Das Lymphgefäßsystem besteht in seinen Hauptstämmen in Form von Lymphsinussen. Lymphherzen sind in einigen Fällen an der Einmündung in das Venensystem, so am Kaudalsinus beobachtet. Milz, Thyreoidea und Thymus sind vorhanden. Die Thyreoidea liegt am Truncus arteriosus, die kleine Thymus oberhalb der Kiemenbogen.



Fig. 880. Kopf von *Anabas scandens* (aus règne animal) nach Abhebung des Kiemendeckels, um den Labyrinthapparat zu zeigen. $^1/_1$

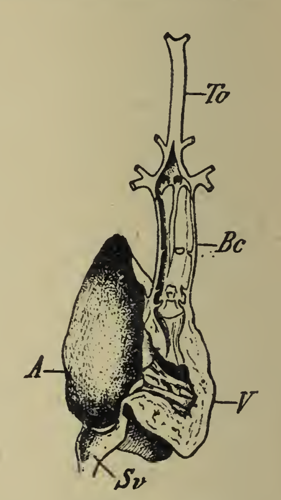


Fig. 881. Herz von *Squalus acanthias* geöffnet (Original).
Sv Sinus venosus, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *Bc* Bulbus cordis, *Ta* Truncus arteriosus.

Als Harnorgane der Fische (Fig. 882) fungieren die persistierenden *Urnieren* (Mesonephros), welche sich längs des Rückgrates häufig vom Kopfe bis zum Ende der Leibeshöhle erstrecken und zwei zu einem gemeinsamen Gang (meist unter Bildung einer Harnblase) sich vereinigende Urnierengänge entsenden. Stets liegen Harnblase und Ausführungsgang derselben hinter dem Darmkanal. Jener mündet bei den männlichen Knochenfischen (*Salmoniden* ausgenommen) mit der Geschlechtsöffnung gemeinsam, beim Weibchen auf einer besonderen Papille hinter der Geschlechtsöffnung. Bei den *Elasmobranchiern* und *Dipnoërn* dagegen erfolgt die Ausmündung der Harn- und Genitalgänge gemeinsam mit dem Darm in eine Kloake.

Bei manchen Fischen (*Elasmobranchier, Ganoiden,* meiste *Dipnoi, Salmoniden*) liegen bei der Kloaken-, beziehungsweise Afteröffnung besondere paarige Poren (Abdominalporen), durch welche die Pleuroperitonealhöhle mit der Außenwelt kommuniziert.

Mit Ausnahme hermaphroditischer Formen, wie *Serranus, Chrysophrys* u. a., sind die Fische getrennten Geschlechtes, nicht selten mit

geringeren *(Tinca, Cobitis)* oder bedeutenderen *(Macropodus)* äußeren Geschlechtsunterschieden. Männliche und weibliche Zeugungsorgane verhalten sich nach Lage und Gestalt übereinstimmend. Die Ovarien erweisen sich als paarige, zuweilen auch unpaare Organe, die unterhalb der Nieren zu den Seiten des Darmes gelegen sind. Im einfachsten Falle gelangen die Eier nach Dehiscenz der Ovarialwand in die Leibeshöhle und von hier durch einen einfachen oder paarigen, hinter dem After befindlichen Genitalporus nach außen *(Somniosus, Salmonidae, Anguillidae)*, bei den übrigen *Elasmobranchiern*, den *Dipnoërn* und meisten *Ganoiden* erfolgt die Ausleitung durch mit freier Öffnung in der Leibeshöhle beginnende Gänge (Müllersche Gänge?), an denen bei *Elasmobranchiern* eine Drüse, die Eileiterdrüse, entwickelt ist. Dagegen sind bei den übrigen Teleosteern die Ovarien geschlossene Säcke mit Ausführungsgängen, die als unmittelbare Fortsetzungen der Genitaldrüsen erscheinen. Als Ausleitungsweg der paarigen Hoden fungiert bei den *Elasmobranchiern, Stören, Lepisosteus,* wahrscheinlich allen *Dipnoërn* ein Teil der Urniere, während sonst die Samenleiter direkte Fortsetzungen der Hoden sind (Fig. 876). Bei den Knochenfischen vereinigen sich sowohl die beiden Eileiter als auch Samenleiter zu einem unpaaren Gange; die Eileiter öffnen sich zwischen After und Mündung des Harnweges, die Samenleiter (*Salmoniden* ausgenommen) mit dem Harnblasengang durch einen gemeinsamen Urogenitalsinus auf der Urogenitalpapille nach außen; bei den *Elasmobranchiern* und *Dipnoërn* erfolgt die Ausmündung in eine Kloake. Äußere akzessorische Begattungsorgane finden sich nur bei den männlichen *Elasmobranchiern* als lange durchfurchte Knorpelanhänge der Bauchflossen.

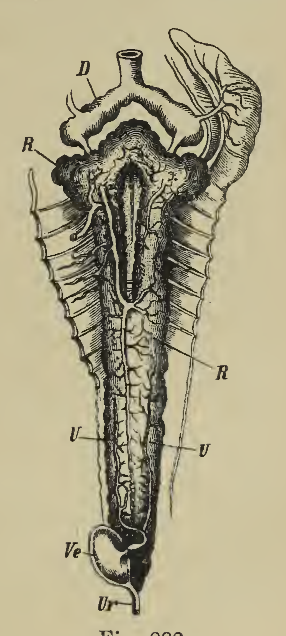


Fig. 882.
Nieren von *Salmo fario* (nach Hyrtl).
D Ductus Cuvieri, *R* Nieren, *U* Urnierengang, *Ur* Ausführungsgang, *Ve* Harnblasenartige Erweiterung.

Die meisten Fische legen Eier ab, nur wenige Teleosteer, wie z. B. *Zoarces*, viele *Cyprinodonten* u. a., sowie ein großer Teil der *Selachier* gebären lebendige Junge, welche meist in einem erweiterten, als Uterus fungierenden Abschnitte der Eileiter die embryonale Entwicklung durchlaufen. Meist tritt die Fortpflanzung nur einmal im Jahre, am häufigsten im Frühjahr ein, seltener im Sommer, ausnahmsweise, wie bei vielen *Salmoniden,* im Winter. Nicht selten treten zur Laichzeit Farbenveränderungen und Hautwucherungen (Perlausschlag) besonders beim männlichen Tiere auf (Hochzeitskleid). Beide Geschlechter sammeln sich dann oft in größeren Scharen, suchen seichte Brutplätze in der Nähe der Flußufer oder am Meeresstrande auf (Heringe); einige unternehmen ausgedehntere Wande-

rungen, durchstreifen in großen Zügen weite Strecken an den Küsten des Meeres *(Thunfische)* oder steigen aus dem Meere in die Flußmündungen auf und ziehen mit Überwindung großer Hindernisse (Salmsprünge) stromaufwärts bis in die kleineren Nebenflüsse *(Lachse, Maifische, Störe* etc.*)*, wo sie an geschützten und nahrungsreichen Orten ihre Eier ablegen. Umgekehrt wandern die Aale zur Fortpflanzungszeit aus den Flüssen in die Tiefe des Meeres, aus welchem die Aalbrut wieder in die Mündungen der süßen Gewässer eintritt und stromaufwärts zieht. Die Befruchtung des abgesetzten Laiches im Wasser kann als Regel gelten (daher die Möglichkeit künstlicher Befruchtung und Piscikultur). Dagegen findet bei den lebendig gebärenden Fischen sowie bei den meisten Rochen, den Chimaeren und Hundshaien, welche sehr große, von einer hornigen Schale umschlossene Eier legen, eine innere Begattung statt. In wenigen Ausnahmsfällen besteht Brutpflege bei Weibchen *(Aspredo, Solenostoma)*, zuweilen besorgen merkwürdigerweise die Männchen dieselbe *(Syngnathus, Hippocampus, Cottus, Gasterosteus)*.

Sowohl die kleineren, mit Mikropyle versehenen Eier der Knochenfische als die großen, von einer harten Hornschale umhüllten Eier der *Elasmobranchier* enthalten eine reiche Menge Nahrungsdotter. Demgemäß ist die Entwicklung im allgemeinen eine direkte und, obwohl die Körperform der ausgeschlüpften Jungen von der des ausgebildeten Tieres häufig wesentlich abweicht, fällt doch, von wenigen Ausnahmen abgesehen, eine wahre Metamorphose meist hinweg. Im allgemeinen verlassen die jungen Fische ziemlich frühzeitig die Eihüllen, mit mehr oder minder deutlichen Resten des bereits vollständig in die Leibeswandung aufgenommenen, aber bruchsackartig vortretenden Dottersackes. Amnion und Allantois fehlen.

Die meisten Fische sind Fleischfresser, eine geringere Zahl Schlamm- oder Pflanzenfresser. Der größte Teil der Fische lebt im Meere, indessen erscheint der Aufenthalt im süßen oder salzigen Wasser keineswegs für alle Fälle ein exklusiver. Viele, wie die *Elasmobranchier*, sind allerdings fast durchwegs auf das Meer, andere, wie die *Cypriniden* und *Esociden* auf die süßen Gewässer beschränkt, indessen gibt es auch Fische, welche periodisch, namentlich zur Laichzeit, in ihrem Aufenthalt wechseln (Lachse, Störe, Aal u. a.). Einige Fische leben in unterirdischen Gewässern und sind wie die Höhlenbewohner blind *(Amblyopsis spelaea)*. Außerhalb des Wassers sind nur wenige Fische längere Zeit imstande zu leben, im allgemeinen sterben die Fische im Trockenen um so rascher ab, je weiter ihre Kiemenspalte ist. Fische mit enger Kiemenspalte *(Aale)* besitzen außerhalb des Wassers eine ungewöhnliche Lebenszähigkeit. Am längsten vermögen, von den *Dipnoi* abgesehen, einige ostindische Süßwasserfische, die in labyrinthförmig ausgehöhlten oberen Kiemenbogenknochen einen akzessorischen Atmungsapparat besitzen, im Trockenen zu leben *(Anabas scandens)* (Fig. 880). Die sog. fliegenden Fische *(Exocoetus, Cephalacanthus)* vermögen sich mittelst ihrer flügelartigen, großen Brustflossen

in der Luft schwebend zu tragen. *Diodonten* und *Tetrodonten* treiben, wenn ihr Luftsack des Magens gefüllt ist, mit ballonförmig aufgetriebenem Körper und nach oben gekehrter Bauchseite auf den Wellen. Auch gibt es zahlreiche, oft sehr bizarr gestaltete Tiefseebewohner. *Fierasfer* lebt in den Wasserlungen von Holothurien.

Eine Anzahl von Teleosteern zeigt Tonproduktion. Stridulationsgeräusche, wohl meist akzidenteller Art, entstehen durch Reiben zwischen zwei Knochenstücken; sie werden bei *Balistes aculeatus* durch die innige Beziehung der betreffenden Knochen, hier von Schultergürtelknochen, zur Schwimmblase verstärkt. In anderen Fällen werden durch Vibration von Teilen der durch besondere Muskeln bewegten Schwimmblasenwand Töne hervorgerufen, am stärksten bei *Pogonias cromis*, dem Trommelfisch.

Durch das ausgedehnte Vorkommen fossiler Fischreste in allen geologischen Perioden erhalten die Fische für die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Tierlebens auf der Erde eine hohe Bedeutung. In paläozoischen Formationen finden sich bloß *Selachier*, *Dipnoër* und *Ganoiden*. Im Silur und Devon bilden höchst absonderliche Fischgestalten, die Panzerfische *(Placodermi)*, mit die ältesten Repräsentanten der Wirbeltiere. In der Trias treten die ersten Knochenfische auf. Von der Kreide an nehmen die Knochenfische in den jüngeren Formationen an Reichtum und Mannigfaltigkeit der Formen zu.

I. Unterklasse. **Elasmobranchii (Plagiostomata).**[1]

Knorpelfische mit Placoidschuppen in der Haut, mit primärem Flossenskelet, mit heterocerker Schwanzflosse, mit 5 (selten 6 oder 7) Paaren von

[1] Joh. Müller, Ueber den glatten Hai des Aristoteles. Abh. Akad. Berlin 1840. Joh. Müller u. J. Henle, Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Berlin 1841. Fr. Leydig, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852. C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. III. Leipzig 1872. C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg II. 1875. F. M. Balfour, A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878. C. Hasse, Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena 1879—1885. O. Huber, Die Copulationsglieder der Selachier. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXX. 1901. M. Fürbringer, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier u. Holocephalen. Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig 1897. E. Phelps Allis jr., The Lateral Sensory Canals, the Eye-Muscles and the Peripheral Distribution of certain of the Cranial Nerves of Mustelus laevis. Quart. Journ. micr. sc. XLV. 1902. S. Garman, The Chimaeroids, especially Rhinochimaera and its Allies. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XLI. 1904. C. T. Regan, A Classification of the Selachian Fishes. Proc. Zool. Soc. London 1906. B. Dean, Chimaeroid Fishes and their Development. Publ. Carnegie Inst. Washington 1906. J. S. Ferguson, The Anatomy of the Thyroid Gland of Elasmobranches etc. Americ. Journ. Anat. XI. 1911. Vgl. ferner die Arbeiten von Chevrel, van Wijhe, C. Rabl, Hochstetter, Ziegler, Rückert, Ewart, Burckhardt, Widakowich, Borcea, E. Müller, O'Donoghue u. a.

Kiementaschen, welche in der Regel in ebensoviel Kiemenspalten ausmünden, mit Bulbus cordis, mit Spiralklappe des Darmes und Kloake.

In ihrer äußeren Erscheinung sind die Elasmobranchier (Fig. 883) von allen übrigen Fischen auffallend verschieden, zeigen aber auch untereinander große Abweichungen.

Die Haut enthält meist zahlreiche kleine Placoidschuppen (Fig. 837) und erhält dadurch eine chagrinartige Oberfläche. Zuweilen finden sich größere Knochenschilder reihenweise aufgelagert, welche durch spitze, dornartige Fortsätze, namentlich am Schwanze (Rochen), zum Schutze dienen. Seltener bleibt die Haut ganz nackt *(Torpedinidae)*.

Die Elasmobranchier besitzen große Brustflossen, die bei den Rochen als seitliche Verbreiterungen des abgeflachten Körpers erscheinen; im letzteren Falle reichen die Brustflossen vermittelst der sog. Schädelflossenknorpel bis an das vordere Ende der Schnauze und lehnen sich durch hintere Suspensorien an das Beckengerüst der Bauchflossen an. Diese liegen

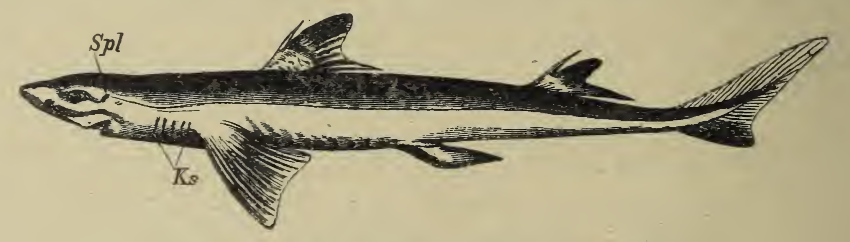


Fig. 883. *Squalus acanthias (Acanthias vulgaris).* 1/10
Spl Spritzloch, *Ks* Kiemenspalten.

stets in der Nähe des Afters und tragen im männlichen Geschlechte als Hilfsorgan der Begattung einen rinnenförmig ausgehöhlten Anhang mit Drüse. Auch die unpaaren Flossen können wohl entwickelt sein. Zuweilen findet sich vor den Rückenflossen ein spitzer Knochenstachel. Die Schwanzflosse zeigt stets eine ausgeprägte äußere Heterocercie.

Der Schädel bleibt eine ungeteilte Knorpelkapsel (Fig. 843), deren Basis bei *Holocephalen* und *Rochen* auf der Wirbelsäule des Rumpfes artikuliert. Der knorpelige Kieferbogen wird in der Schläfengegend mittelst des Kieferstiels *(Hyomandibulare)* am Schädel suspendiert. Der Oberkiefer-Gaumenteil *(Palatoquadratum)* ist bei den *Selachiern* mit der Schädelkapsel beweglich verbunden, bei den *Holocephalen* dagegen mit derselben vereinigt. Auch die Wirbelsäule mit ihren Chordaresten zeigt eine vorherrschend knorpelige Beschaffenheit, doch kommt es bei *Selachiern* bereits zur Bildung diskreter amphicoeler Wirbel, deren Ausbildung zahlreiche Verschiedenheiten bietet. Rippen (obere) treten nur als knorpelige Rudimente auf. Bei den *Holocephalen* bleibt die Chorda in voller Entwicklung erhalten und die Gliederung des Achsenskeletes erscheint nur in den Bogenstücken ausgeprägt; *Chimaera* besitzt im Umkreise der Chorda Kalkringe, von denen 3—5 auf ein Bogenstück entfallen.

In der Kiemenbildung (Fig. 879 *a*) weichen die Selachier insofern von allen übrigen Fischen ab, als sie jederseits in der Regel fünf (selten 6—7) Kiementaschen besitzen, an deren durch knorpelige Seitenstrahlen der Kiemenbögen gestützten Zwischenwänden die Kiemenblättchen in ganzer Länge festgewachsen sind. Diese Kiementaschen erscheinen verhältnismäßig weit nach hinten gerückt und münden durch ebenso viele Spaltöffnungen nach außen, welche bei den Haien an den Seiten, bei den Rochen an der ventralen Fläche des Leibes liegen. Bei den *Chimaeren* münden sie jederseits in einer gemeinsamen Kiemenspalte, über welche sich eine Hautfalte (Kiemendeckel) vom Kiefersuspensorium aus ausbreitet. Häufig finden sich an der oberen Kopffläche hinter den Augen noch *Spritzlöcher.*

Der Mund liegt als Querspalte ventral von dem in ein Rostrum verlängerten Kopf. Palatoquadratum und Unterkiefer sind mit zahlreichen Zähnen besetzt, die reihenweise den Kieferrand überziehen und nach hinten in eine an der Innenseite der Kiefer gelegene Furche zu verfolgen sind. Hier entstehen stets neue Zahnreihen, als Ersatz für die am Kieferrande im Gebrauche stehenden. Außerdem kann auch die ganze Mundhöhle mit kleinen Zähnen besetzt sein. Bei den Haien wiegen dolchförmige oder sägeförmig gezähnelte Zähne vor, während für die meisten Rochen konische oder pflasterförmige Mahlzähne charakteristisch sind. Der Nahrungskanal erweitert sich zu einem geräumigen Magen, bleibt aber verhältnismäßig kurz und enthält im Dünndarm eine sog. *Spiralklappe* (Fig. 877). Eine Schwimmblase fehlt, wenngleich die Anlage eines Divertikels am Schlunde bei einigen Haien nachweisbar ist. Das Herz besitzt einen muskulösen Bulbus cordis (Conus arteriosus), der zwei bis fünf Klappenreihen enthält (Fig. 881).

In der Bildung des Gehirnes und der Sinnesorgane stehen die Elasmobranchier als die höchsten Fische da (Fig. 872). Die Hemisphären zeigen Längs- und Quereindrücke sowie Spuren von Windungen auf ihrer Oberfläche und sind von verhältnismäßig bedeutender Größe; auch kann sich das Kleinhirn so sehr entwickeln, daß von ihm das Nachhirn ziemlich überlagert wird. Die beiden Sehnerven erleiden eine partielle Kreuzung ihrer Fasern. Die Augen werden bei den Haien nicht allein durch freie Augenlider, sondern zuweilen auch durch eine bewegliche Nickhaut geschützt. Die Nasenöffnungen haben an der Unterseite des Rostrums ihre Lage.

Die Harnorgane der Elasmobranchier sind paarige Nieren, an welchen sich zuweilen die Wimpertrichter (Nephrostomen) erhalten, und münden mit dem Darm in eine Kloake.

Die Geschlechter sind an der Form der Bauchflossen leicht unterscheidbar. Stets findet eine innere Begattung statt. Im männlichen Geschlecht dient der Vorderabschnitt der Urniere als Leitungsweg der paarigen Hoden. Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus einem großen einfachen oder doppelten Ovarium und paarigen, bei den eier-

legenden Formen mit großen Drüsen (Nidamentalorgan) versehenen Ovidukten, welche mit gemeinsamem, trichterförmigem Ostium beginnen und in ihrem weiteren Verlaufe je eine Uterus-ähnliche Erweiterung bilden. Beide Eileiter münden vereinigt (nur bei den *Chimaeren* getrennt) hinter den Harnleitern in die Kloake ein (Fig. 877). Bei *Somniosus (Laemargus)* erfolgt die Ausleitung der Geschlechtsprodukte durch Genitalporen. Die dotterreichen Eier sind (*Somniosus* ausgenommen) sehr groß und von einer Eiweißmasse und bald von einer häutigen, in Falten gelegten dünnen Hülle, bald von einer derben, pergamentartigen flachen Schale umschlossen, welche sich in vier hornartige Auswüchse oder in gedrehte Schnüre zur Befestigung an Seepflanzen verlängert. Im letzteren Falle werden die Eier abgelegt (die meisten Rochen und Hundshaie), im ersteren dagegen (Zitterrochen und lebendig gebärende Haie) gelangen sie im Uterus zur Entwicklung, dessen Schleimhaut den Embryonen Nährmaterial zuführt. Die Elasmobranchierembryonen (Fig. 884) besitzen einen großen Dottersack und äußere Kiemenfäden, die vor dem Ausschlüpfen verloren gehen. Selten wird die Verbindung von Mutter und Embryo eine engere und durch eine für den glatten Hai schon Aristoteles bekannte Dottersackplacenta vermittelt (Fig. 885). Wie Joh. Müller nachgewiesen hat, bildet der langgestielte Dottersack bei den Embryonen von *Mustelus laevis* und *Prionace (Carcharias)* eine große Menge von Zöttchen, welche, von der zarten Eihaut überzogen, in entsprechende Vertiefungen der Uterusschleimhaut eingreifen.

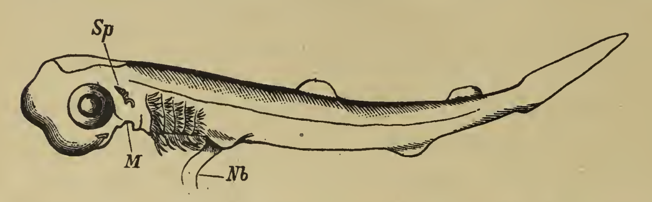


Fig. 884. Embryo von *Squalus acanthias* mit äußeren Kiemen. *M* Mund, *Nb* Dottergang, *Sp* Spritzloch.

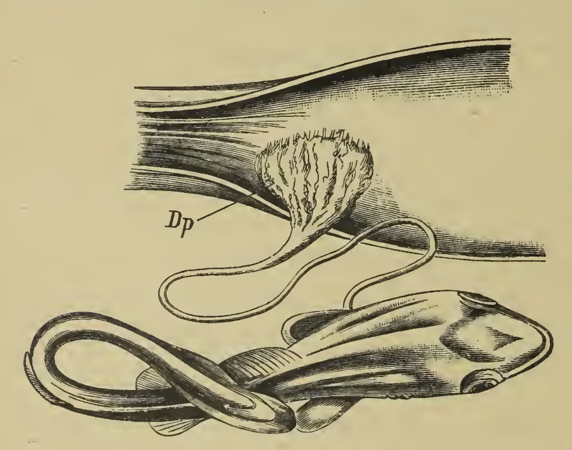


Fig. 885. *Mustelus laevis* (glatter Hai des Aristoteles), durch die Dottersackplacenta *(Dp)* in Verbindung mit dem Uterus (nach Joh. Müller).

Die Elasmobranchier sind fast durchwegs Meeresbewohner, nur wenige finden sich in den größeren Flüssen Amerikas und Indiens. Alle nähren sich als Fleischfresser von größeren Fischen oder Krebsen und Muscheltieren. Die Zitterrochen besitzen ein elektrisches Organ.

1. Ordnung. **Selachii.**

Elasmobranchier von spindelförmiger bis abgeflachter Körpergestalt, mit 5—7 äußeren Kiemenspalten, Oberkiefergaumenapparat nicht mit dem Schädel verwachsen.

In diese Ordnung gehören die Haie und Rochen.

1. Unterordnung. *Diplospondyli.* Mit 6—7 Kiemenspalten. Eine einzige Rückenflosse; Analflosse vorhanden. Am Achsenskelete Wirbelkörper oft unvollkommen gesondert, in jedem Segmente zwei obere Bogen und zwei Intercalaria.

Fam. *Chlamydoselachidae.* Körper aalförmig, Mund vorderständig. Sechs Kiemenspalten. *Chlamydoselachus anguineus* Grmn. Japan, auch bei Madeira u. Norwegen.

Fam. *Hexanchidae,* Grauhaie. Mit 6 oder 7 Kiemenspalten. Mund subventral. Lebendiggebärend. *Hexanchus (Notidanus) griseus* Gm. (Fig. 872). *Heptranchias cinereus* Gm. Mit 7 Paaren von Kiementaschen. Mittelmeer, Atl. Oz.

2. Unterordnung. *Asterospondyli.* Mit zwei Rückenflossen und einer Analflosse. Innerhalb des Wirbelkörpers eine ringförmige Verkalkung mit nach außen gehenden Kalkstrahlen.

Fam. *Scylliorhinidae,* Hundshaie. Zähne und Kiemenöffnungen klein. Eierlegend. *Scylliorhinus (Scyllium) canicula* L. *Catulus stellaris* L. *Pristiurus melanostomus* Bp. Atl. Oz. Mittelmeer.

Fam. *Galeidae,* Glatthaie. Mit Nickhaut. Vivipar. *Mustelus (Galeus) laevis* Risso. Mit Dottersackplacenta (Fig. 885). Ist der glatte Hai des Aristoteles. *M. mustelus* Risso (*vulgaris* M. H.). *Galeorhinus galeus* L. Atl. Oz. Mittelmeer. *Prionace (Carcharias) glauca* L. Blauhai. Weit verbreitet. *Carcharhinus (Carcharias) lamia* Raf. Menschenhai. Atl. Oz. Mittelmeer. Hier schließt sich an *Sphyrna zygaena* L. Hammerhai. Weit verbreitet.

Fam. *Lamnidae,* Riesenhaie. Große Haie mit weiten Kiemenspalten. Schwanz lateral gekielt. *Lamna cornubica* Gm. Heringshai. Atl. Oz. *Carcharodon carcharias* L. (*rondeleti* M. H.). Bis über 10 Meter lang. *Alopias vulpes* Gm. Fuchshai. Weit verbreitet. *Cetorhinus (Selache) maximus* Gunn. Riesenhai. Wird bis 15 Meter lang. Atl. Oz.

Fam. *Heterodontidae (Cestracionidae).* Mit breiten pflasterförmigen Zähnen. *Heterodontus (Cestracion) philippii* Blainv. Ind. Oz.

3. Unterordnung. *Cyclospondyli.* Zwei Rückenflossen, mit oder ohne Stachel. Analflosse fehlt. Innerhalb des Wirbelkörpers eine ringförmige Verkalkung.

Fam. *Squalidae.* Dorsalflossen mit Stachel. *Sqalus acanthias* L. *(Acanthias vulgaris* Risso). Atl. Oz. Mittelmeer (Fig. 883). *Etmopterus spinax* L. (*Spinax niger* Bp.) Europ. Meere. Hier schließt sich an: *Somniosus microcephalus* Bl. *(Laemargus borealis* Gthr.). Arkt. Meere.

4. Unterordnung. *Tectospondyli.* Zwei kleine Rückenflossen am Schwanz oder fehlend. Analflosse fehlt. Körper abgeplattet, Brustflossen groß, seitlich ausgebreitet. Kaudalflosse klein oder fehlend. Innerhalb des Wirbelkörpers mehrere ringförmige Verkalkungen.

Diese Gruppe umfaßt die rochenähnlichen Haie sowie die Rochen.

Fam. *Rhinidae,* Meerengel. Brustflossen vorn nicht mit dem Kopfe verbunden. Kiemenöffnungen etwas ventral gerückt und teilweise von der Basis der Brustflosse bedeckt. *Rhina (Squatina) squatina* L. Weit verbreitet.

Fam. *Pristidae.* Brustflossen mäßig groß, nicht bis an den Kopf reichend. Schnauze in ein langes, mit großen zahnähnlichen Placoidschuppen besetztes Blatt ausgezogen. Kiemenöffnungen ventralwärts gerückt. *Pristis pristis* L. (*antiquorum* Lath.), Sägefisch. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Rhinobatidae.* Haiähnliche Rochen mit kräftigem Schwanz, der jederseits eine Hautfalte besitzt. Scheibe nicht sehr breit. *Rhinobatus rhinobatus* Bl. Schn. (*granulatus* Cuv.). Ind. Oz.

Fam. *Rajidae.* Scheibe breit, rhombisch. Schwanz ansehnlich, jederseits mit einer Längsfalte. Ventralflossen groß. Eierlegend. *Raja clavata* L. *R. asterias* M. H. *R. batis* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *R. miraletus* L. Mittelmeer.

Fam. *Torpedinidae,* Elektrische Rochen, Zitterrochen. Körper breit, Schwanz kurz und dick, mit seitlicher Hautfalte. Haut nackt. Mit elektrischem Organ zwischen Brustflosse und Kopf. *Torpedo marmorata* Risso. Atl. Oz., Mittelmeer, Ind. Oz. (Fig. 80). *Narcine brasiliensis* Olf. Brasilien. *Astrape* M. H. Ind. u. Still. Oz.

Fam. *Dasyatidae,* Stechrochen. Scheibe breiter als lang. Schwanz gewöhnlich peitschenförmig, mit einem dorsalen Stachel bewaffnet. *Dasyatis (Trygon) pastinaca* L. Weit verbreitet.

Fam. *Myliobatidae,* Adlerrochen. Scheibe breit; Kopfseite frei, an der Schnauze zwei abgetrennte Fortsetzungen der Brustflosse. Schwanz sehr lang, peitschenförmig. Nur eine Rückenflosse, hinter derselben ein Stachel. *Myliobatis aquila* L. Weit verbreitet.

2. Ordnung. **Holocephali.**

Elasmobranchier mit an dem Schädel vereinigtem Oberkiefergaumenapparat, mit einfacher Kiemenspalte und kleiner Kiemendeckelmembran.

Der dicke, bizarr gestaltete Kopf (Fig. 886) besitzt große, der Lider entbehrende Augen. An der unteren Fläche der Schnauze liegt die kleine Mundöffnung. Der Oberkiefergaumenapprat ist mit dem Schädel vereinigt.

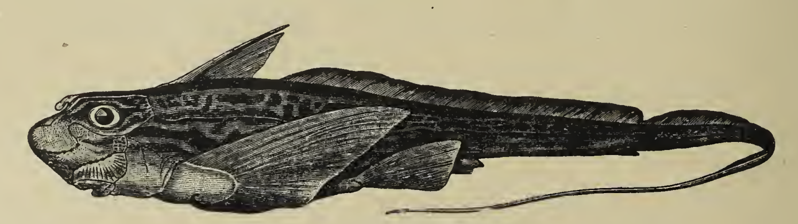


Fig. 886. *Chimaera monstrosa,* Männchen (Original). $^1/_8$

Die Kiefer tragen nur wenige (oben 4, unten 2) Zahnplatten. Die nackte Haut ist von mächtigen Gängen des Seitenorgans durchsetzt. Spritzlöcher fehlen. Anstatt der Wirbelkörper finden sich dünne Kalkringe in der Chordascheide. Die Holocephalen legen Eier mit horniger Schale ab.

Fam. *Chimaeridae,* Seekatzen. *Chimaera monstrosa* L. (Fig. 886). Weit verbreitet. *Callorhynchus callorhynchus* L. (*antarcticus* Lac.). Kap, Südsee.

II. Unterklasse. Teleostomi.

Fische mit gewöhnlich vier Paar kammförmigen, am Rande der Kiemenbogen stehenden Kiemen, mit einer Kiemenspalte und mit Operculararapparat.

1. Ordnung. **Dipnoi, Lurchfische.**[1])

Teleostomier mit diphycerker Schwanzflosse, die paarigen Extremitäten mit freigelenkigem basalen Stammglied und langem beschuppten Schafte. Chorda persistierend. Skelet knorpelig, zum Teil knöchern. Palatoquadratum mit dem Schädel fest vereinigt. Mit Kiemen- und Lungenatmung, mit Bulbus cordis und Spiralklappe des Darmes, mit Kloake.

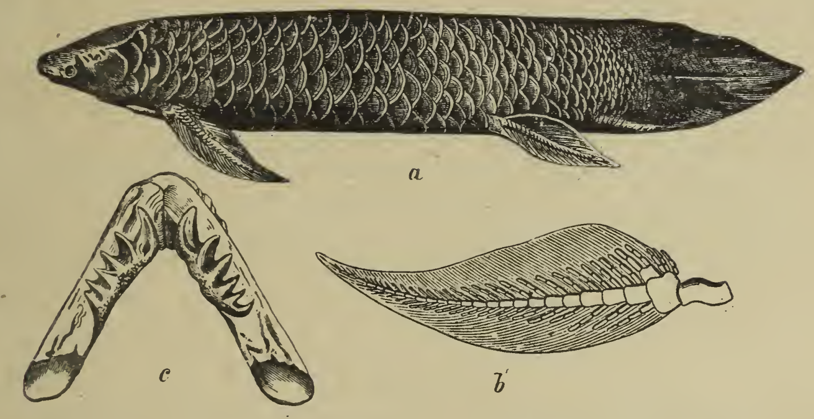


Fig. 887. *a Neoceratodus forsteri.* $^1/_{20}$ *b* Brustflosse (nach Günther). *c* Unterkiefer mit den Zahnplatten (nach Krefft).

Die Lurchfische (Fig. 887, 888) zeigen vielfache Übereinstimmungen mit den Amphibien, unter den Fischen stehen sie den *Brachioganoiden (Crossopterygiern)* am nächsten.

In Körpergestalt und Bau erscheinen sie entschieden als Fische. Der Körper ist mit Cycloidschuppen bedeckt. Der breite flache Kopf besitzt kleine seitliche Augen und eine ziemlich weit gespaltene Mundöffnung. Unmittelbar hinter dem Kopfe finden sich zwei Brustflossen, die ebenso wie die gleichgestalteten, weit nach hinten liegenden Bauchflossen bei *Neo-*

---

[1]) Th. L. Bischoff, Lepidosiren paradoxa, anatomisch untersucht und beschrieben. Leipzig 1840. J. Hyrtl, Lepidosiren paradoxa. Prag 1845. A. Günther, Description of Ceratodus etc. Phil. Transact. London 1871. H. Ayers, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jenasche Zeitschr. f. Naturw. XVIII. 1884. W. N. Parker, On the Anatomy and Physiology of Protopterus annectens. Transact. Irish Acad. XXX. 1892. R. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. I. Ceratodus. Mit Abhandlungen von Semon, H. Braus, K. Fürbringer, R. Bing und R. Burckhardt, A. Greil u. a. Jena 1893—1913. L. Dollo, Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. Belge Géol.

ceratodus aus einem beschuppten Schafte und zwei seitlichen Flossensäumen bestehen. In ersterem findet sich eine axiale Reihe von Knorpelstücken, welche mit Ausnahme des freigelenkigen Basalstückes (Humerus, bezw. Femur) beiderseits radiale Skeletstücke trägt, während der Flossensaum wie bei Elasmobranchiern von Hornfäden gestützt wird. Bei *Protopterus* und *Lepidosiren* erscheinen die paarigen Extremitäten reduziert, bei ersterem mit einseitigem Flossensaume versehen. Die paarigen Dipnoërflossen dienen auch zum Anstemmen. Die Schwanzflosse ist dorsoventral symmetrisch (sekundär diphycerk). Vor dem vorderen Flossenpaare bemerkt man jederseits eine Kiemenspalte, über welcher bei der afrikanischen Gattung *Protopterus* bis in das spätere Alter drei äußere Kiemenbäumchen erhalten bleiben. Dazu kommen innere Kiemen, von denen bei *Neoceratodus* vier vorhanden sind; bei *Lepidosiren* und *Protopterus* tragen die beiden vorderen Kiemenbogen keine Kieme mehr. Auch besteht eine Nebenkieme am Zungenbeinbogen.



Fig. 888. *Protopterus annectens* (nach Gray, aus Dollo). $^1/_{20}$

Im Skelet persistiert die Chorda dorsalis in vollem Umfange, von deren Faserscheide verknöcherte obere und untere Bogen ausgehen; in der Rumpfregion sind untere Rippen vorhanden. Nach vorne setzt sich die Chorda bis in die Basis des Schädels fort, welcher auf der Stufe der primordialen Knorpelkapsel stehen bleibt, jedoch bereits von Knochenstücken überdeckt wird. Weit stärker sind die Gesichtsknochen des Kopfes entwickelt, namentlich die Kiefer. Die Bezahnung besteht aus senkrecht gestellten schneidenden Platten. Das Palatoquadratum ist mit dem Schädel fest vereinigt. Der Darmkanal besitzt eine Spiralklappe. Eine Kloake nimmt in gemeinsamer Öffnung die Vasa deferentia, bezw. die mit freiem Ostium in die Leibeshöhle sich öffnenden Ovidukte und zu deren Seiten die Mündungen der Ureteren auf.

Brüssel. IX. 1895. W. Salensky, Entwicklungsgeschichte des Ichthyopterygiums der Ganoiden und Dipnoer. (Russ.) Ann. Mus. Zool. Acad. St. Petersburg 1898. J. G. Kerr, The external features in the development of Lepidosiren paradoxa. Philos. Transact. London 1900. The development of Lepidosiren paradoxa. Quart. Journ. micr. sc. XLV, XLVI, 1901—1902. Vgl. ferner die Abhandlungen von Krefft, van Wijhe, B. Spencer, Wiedersheim, Ehlers, Budgett, Agar, Kellicott, Robertson u. a.

Die knorpeligen Nasenkapseln münden unter der Oberlippe und besitzen wie bei allen Luftatmern noch hintere Öffnungen, die das Gaumengewölbe ziemlich weit vorne durchbrechen.

Zwei (bei *Neoceratodus* nur ein einfacher) retroperitoneal über den Nieren gelegene Säcke mit Alveolen, die mittelst eines kurzen gemeinschaftlichen Ganges in die ventrale Wand des Schlundes einmünden, morphologisch der Schwimmblase äquivalent, verhalten sich als Lungen (Fig. 878), indem sie venöses Blut aus einem Zweige des letzten Aortenbogens erhalten und arterielles Blut durch Lungenvenen zum Herzen zurückgelangen lassen. Zu dieser Übereinstimmung mit den Amphibien kommt mit der Ausbildung eines doppelten Kreislaufes die ähnliche Gestaltung des Herzens und der Hauptstämme des Gefäßsystems, indem eine unvollkommene Scheidung des Vorhofes sowie teilweise des Ventrikels in eine linke und rechte Abteilung vorhanden ist, welche sich auch auf den Bulbus

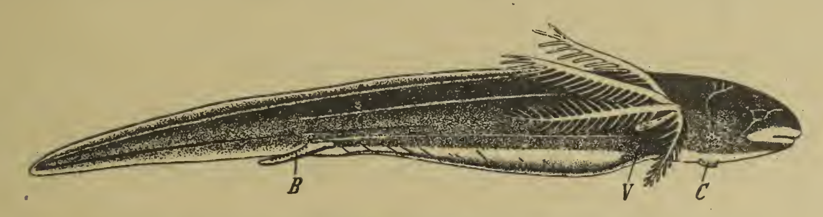


Fig. 889. Larve von *Lepidosiren paradoxa*, mit äußeren Kiemen, 30 Tage nach dem Ausschlüpfen (nach Kerr). $^{2 \cdot 6}/_1$
C Haftorgan, *V* Brustflosse, *B* Bauchflosse.

cordis erstreckt. Letzterer besitzt entweder Klappenvorrichtungen ähnlich jenen der Ganoiden *(Neoceratodus)* oder enthält wie bei den Fröschen zwei seitliche spirale Längsfalten, welche am vorderen Ende verschmelzen und die Scheidung des Lumens in zwei Hälften, für die Kiemenarterien und Lungengefäße, vorbereiten. Auch findet sich bereits eine Vena cava inferior.

Lepidosiren und *Protopterus* entwickeln sich mit Metamorphose. Die Larve erinnert an eine Kaulquappe, hat vier äußere Kiemen sowie ein Haftorgan unter dem Kopfe (Fig. 889).

Die Dipnoër leben in den Tropen der alten und neuen Welt in Flüssen und Sümpfen, die in der heißen Jahreszeit eintrocknen.

1. Unterordnung. *Monopneumona.* Körper mit großen cycloiden Schuppen bedeckt (Fig. 887). Vomer mit zwei schiefen, schneidezahnähnlichen Zahnlamellen. Gaumen mit einem Paar großer und langer Zahnplatten von flacher welliger Oberfläche und mit fünf bis sechs scharfen Zacken an der Außenseite. Unterkiefer mit zwei ähnlichen Zahnplatten. Flossen mit beschupptem Schafte und strahligem Doppelsaume. Mit 4 Kiemen. Die Lunge ist einfach und aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt. Hinter dem After ein Paar weiter Peritonealspalten.

Leben von kleineren Wassertieren und benutzen vorwiegend die Lunge zur Respiration, wenn das schlammige Wasser der Flüsse von Gasen organischer Stoffe erfüllt ist.

Fam. *Ceratodidae.* Mit den Charakteren der Unterordnung. *Neoceratodus forsteri* Krefft. Barramunda. Burnettfluß, Maryfluß, Australien (Fig. 887). *Ceratodus* Ag. Mesozoisch.

2. Unterordnung. *Dipneumona.* Flossen schmal, mit gegliedertem Knorpelstab (Stammreihe) und Strahlen nur an einer Seite *(Protopterus).* Kiemen mehr reduziert. Lunge paarig entwickelt.

Protopterus vergräbt sich im Schlamme und liegt hier in einer Höhlung, von einer Kapsel erhärteten Hautschleims umschlossen.

Fam. *Lepidosirenidae.* Mit den Charakteren der Gruppe. *Protopterus annectens* Owen. Senegal (Fig. 888). *P. aethiopicus* Heckel. Nil. *Lepidosiren paradoxa* Fitz. Brasilien.

2. Ordnung. **Brachioganoidea (Crossopterygii), Quastenflosser.**[1])

Teleostomier mit knöchernem Skelet, mit zwei breiten Kehlplatten, ohne Kiemenhautstrahlen, mit gerundeter diphycerker Schwanzflosse. Brust- und Bauchflossen mit beschupptem Schafte, welchen die Strahlen umkleiden. Schuppen mit Ganoinschichte, stark und rhombisch. Mit Bulbus cordis und Spiralklappe des Darmes, mit paariger ventraler Schwimmblase.

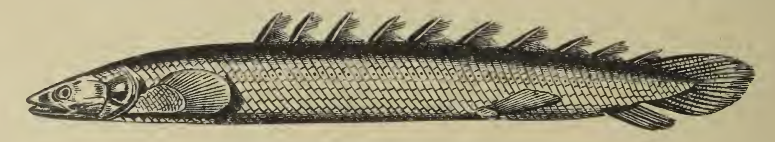


Fig. 890. *Polypterus senegalus.* $^1/_3$

Die in der heutigen Lebewelt nur durch die afrikanischen *Polypteriden* vertretenen Brachioganoiden sind durch zahlreiche Eigentümlichkeiten charakterisiert, die zu den Dipnoërn hinführen. Der Körper (Fig. 890) wird in schiefen Binden von rhombischen Schuppen umgürtet, die mit einer glatten Ganoinschichte überzogen (Ganoïdschuppen) und durch gelenkige Fortsätze verbunden sind. Der Kopf ist abgeplattet. Im Oberkiefergaumen-

[1]) Joh. Müller, Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abhandl. Akad. Berlin, 1846. J. Hyrtl, Ueber den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Denkschr. Akad. Wien. VIII. 1854. R. Kner, Betrachtungen über die Ganoiden als natürliche Ordnung. Sitzgsber. Akad. Wien. LIV. 1866. Chr. Lütken, Ueber die Begrenzung und Eintheilung der Ganoiden. Palaeontographica. XXII. 1872. H. B. Pollard, On the Anatomy and Phylogenetic Position of Polypterus. Zool. Jahrb. V. 1892. J. L. Budgett, On the Breeding habits of some West-African Fishes, with an Account of the Development of Protopterus and a Description of the Larva of Polypterus lapradei. Transact. Zool. Soc. London. XVI. 1901. H. F. E. Jungersen, Über die Urogenitalorgane von Polypterus und Amia. Zool. Anz. XXIII. 1900. J. G. Kerr, The development of Polypterus senegalus. Budgett Mem. Vol. Cambridge 1907. Vgl. ferner die Schriften von Huxley, Traquair, Gegenbaur, Smith, Semon, Boulenger u. a.

apparat fehlt ein Symplecticum. Zwei Spritzlöcher sind vorhanden, dagegen fehlt eine Nebenkieme. Längs des Unterkiefers finden sich ventral zwei Jugularplatten. Kiemenhautstrahlen fehlen. An den paarigen Extremitäten ist ein beschuppter Schaft, den die Strahlen umkleiden, zu unterscheiden. Fulcra fehlen. Von der inneren Organisation ist der Besitz einer Spiralklappe des Darmes und die paarige, unsymmetrisch entwickelte, ventral einmündende Schwimmblase zu erwähnen. Im Gefäßsystem findet sich ein Bulbus cordis sowie eine Vena cava inferior. Die Larve von *Polypterus* besitzt eine große federartige äußere Kieme am Hyoidbogen.

Fam. *Polypteridae,* Flösselhechte. Mit vielteiliger, in Flößchen zerfallener Rückenflosse. *Polypterus bichir* Geoffr. Nil, Senegal. *P. senegalus* Cuv. Nil, Senegal, Niger (Fig. 890). *Calamoichthys calabaricus* J. A. Sm. Ohne Bauchflosse. Westafrika.

3. Ordnung. **Chondroganoidea (Chondrostei), Störe.**[1]

Teleostomier mit persistierender Chorda und mit Knorpelskelet, Kopf in ein Rostrum ausgezogen, Mund ventral, zahnlos oder mit kleinen Zähnen. Schädel knorpelig, von Hautknochen überdeckt. Haut nackt oder mit Knochenplatten. Kiemenhautstrahlen spärlich oder fehlend. Schwanzflosse heterocerk, mit Fulcra. Mit Spiralklappe des Darmes und Bulbus cordis.



Fig. 891. *Acipenser ruthenus* (nach Heckel und Kner.) $^1/_6$

Die Störe bilden einen besonders entwickelten Zweig von Fischen. Im Achsenskelet erhält sich die Chorda in vollem Umfange, die Wirbelsäule bleibt unvollkommen ausgebildet (Fig. 841), bloß durch obere und untere knorpelige oder knöcherne Bogenstücke repräsentiert. Der Kopf ist in ein Rostrum ausgezogen (Fig. 891), der knorpelige Schädel (Fig. 868) von Hautknochen überdeckt. Der Mund liegt ventral und ist zahnlos oder trägt kleine Zähne. Die Nasenlöcher liegen dorsal vor den Augen. Die Schwanz-

[1]) Außer den Arbeiten von Hyrtl, Kupffer, Mollier, Jungersen, Hopkins vgl. L. J. Fitzinger u. J. Heckel, Monographische Darstellung der Gattung Acipenser. Ann. Wien. Mus. I. 1836. R. Demme, Das arterielle Gefäßsystem von Acipenser ruthenus. Wien 1860. W. Salensky, Recherches sur le développement du Sterlet. Arch. Biol. II. 1882. Bashford Dean, The early development of Gar-Pike (Lepidosteus) and Sturgeon (Acipenser). Journ. Morph. XI. 1895. E. Ehrenbaum, Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische (Stör). Wiss. Meeresuntersuch. Kiel u. Leipzig 1896. J. A. Ryder, The Sturgeons and Sturgeon Industries etc. Bull. U. S. Fish Com. VIII. Washington 1890.

flosse ist heterocerk, mit stachelartigen Schindeln (sog. Fulcra) am Vorderrande. Die Haut ist entweder nackt oder wird von Knochenkörnern und Knochenplatten bedeckt. Die Flossen nähern sich durch die Rückbildung des primären Stammskeletes und umfangreiche Ausbildung der Flossenstrahlen jenen der Teleosteer. Von inneren Organen ist der Bulbus cordis, die Spiralklappe des Darmes sowie die mittels eines Ganges mit dem Oesophagus verbundene Schwimmblase zu erwähnen. Die ausschlüpfenden Larven besitzen noch einen Dottersack. Auch ist das Auftreten von Zähnchen am Mundrande der Larven von *Acipenser* hervorzuheben.

Die Störe gehören durchwegs der nördlichen Erdhemisphäre an.

Fam. *Acipenseridae,* Störe. Mit fünf Längsreihen großer Knochenplatten. Schnauze unten mit vier Barteln. Mund klein, zahnlos. Kiemendeckelkieme vorhanden. Kiemenhaut ohne Strahlen. Spritzlöcher bei Acipenser vorhanden. *Acipenser ruthenus* L. Sterlet. Flüsse von Osteuropa, Nordasien (Fig. 891). *A. sturio* L. Stör. Atl. Oz., Westeuropa, Nordam. *A. naccari* Bp. Norditalien, Adria. *Huso huso* L. Hausen. Becken des Schwarzen Meeres und Kaspisees. *Scaphirhynchus platorhynchus* Raf. Mississippi.

Fam. *Polyodontidae,* Löffelstöre. Körper nackt oder mit sehr kleinen Knochenkörnern. Schnauze lang, in ein dünnes Blatt verbreitert. Mund weit, mit vielen kleinen Zähnchen in den Kiefern. Keine Barteln. Spritzlöcher vorhanden, Kiemendeckelkieme fehlt. *Polyodon (Spatularia) spathula* Walb. Flüsse südl. Nordam. *Psephurus gladius* Marts. Yantsekiang.

4. Ordnung. **Rhomboganoidea.**[1])

Teleostomier mit knöchernem Skelet. Körper von rhombischen Ganoidschuppen bedeckt. Schwanz heterocerk. Kiemenhautstrahlen vorhanden.

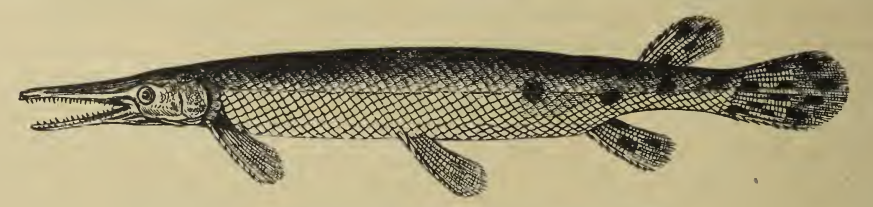


Fig. 892. *Lepisosteus platystomus* (aus règne animal). 1/8

Flossen mit Fulcra. Schwimmblase mit Parietalzellen. Mit Bulbus cordis und rudimentärer Spiralklappe des Darmes.

Der langgestreckte hechtförmige Körper der einzigen lebenden Gattung *Lepisosteus* ist mit rhombischen Ganoidschuppen bedeckt und endet mit einer heterocerken, scharf abgeschnittenen Schwanzflosse (Fig. 892). Die

[1]) F. M. Balfour and W. N. Parker, On the Structure and Development of Lepidosteus. Phil. Transact. London 1882. A. Agassiz, The development of Lepidosteus. Proc. Am. Acad. 1878—1879. E. L. Mark, Studies on Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XIX. 1890. Bashford Dean, The early development of Gar-Pike (Lepidosteus) etc. Journ. Morph. XI. 1895. Vgl. ferner die Arbeiten von Gegenbaur, Eycleshymer, Müller, Beard, Schreiner, Semon u. a.

Rückenflosse ist weit nach hinten gerückt. Am Vorderrande der Flossen finden sich Fulcra. Die Kiefer sind schnabelförmig verlängert. Die Wirbelkörper der knöchernen Wirbelsäule sind vorn konvex, hinten konkav (opisthocoel). Die Schwimmblase ist lungenartig entwickelt, im Darm ist die Spiralklappe rudimentär. Spritzlöcher fehlen, eine Nebenkieme am Kiemendeckel dagegen ist vorhanden. Die Jungen verlassen als Larven mit großem Dottersack und vor dem Munde gelegener, mit zahlreichen Papillen besetzter Saugscheibe die Eihülle.

Fam. *Lepisosteidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Lepisosteus (Lepidosteus) osseus* L. *L. platystomus* Raf. In den Seen und Flüssen Nordam. (Fig. 892).

5. Ordnung. **Cycloganoidea.**[1])

Teleostomier mit knöchernem Skelet. Körper von Cycloidschuppen bedeckt. Schwanz heterocerk. Kiemenhautstrahlen zahlreich. Ventral zwischen den Unterkieferästen eine breite Jugularplatte. Fulcra fehlen. Mit Bulbus cordis und lungenähnlicher Schwimmblase. Spiralklappe des Darmes rudimentär.

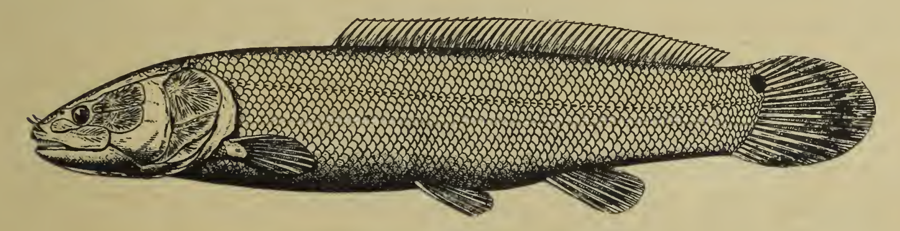


Fig. 893. *Amiatus calvus* (Original). $^1/_5$

Die einzige lebende Form dieser Gruppe, *Amiatus calvus* (Fig. 893), nähert sich im Bau den Knochenfischen (Clupeiden und Salmoniden), zu denen sie den Übergang bildet. Außer den bereits hervorgehobenen Merkmalen ist das Fehlen eines Spritzloches und einer Kiemendeckelkieme zu bemerken. Die Rückenflosse ist sehr lang, die heterocerke Schwanzflosse hinten abgerundet. Die ausschlüpfenden Larven besitzen wie bei *Lepisosteus* einen großen Dottersack und eine Saugscheibe vor dem Munde.

Fam. *Amiatidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Amiatus (Amia) calvus* L. Kahlhecht. Süßwasser von Nordamerika (Fig. 893).

---

[1]) H. Franque, Ad Amiam calvam accuratius cognoscendam. Berolini 1847. R. W. Shufeldt, The Osteology of Amia calva etc. Washington 1885. E. P. Allis, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. Journ. Morph. XII. 1897. B. Dean, The early development of Amia. Quart. Journ. micr. sc. XXXVIII. 1896. On the larval development of Amia calva. Zool. Jahrb. IX. 1896. C. O. Whitman and A. C. Eycleshymer, The egg of Amia and its cleavage. Journ. Morph. XII. 1897. Außerdem vgl. die Arbeiten von Sagemehl, L. Schmidt, J. P. Mc. Murrich, Jungersen u. a.

6. Ordnung. **Teleostei, Knochenfische.**[1])

Teleostomier mit knöchernem Skelet, mit von Ctenoid- oder Cycloidschuppen, seltener mit knöchernen Platten bedecktem Körper, mit jederseits in der Regel vier Kiemen, mit Aortenbulbus, ohne Spiralklappe im Darm und ohne Bulbus cordis.

Die Knochenfische umfassen die bei weitem größte Zahl aller Fische und werden durch eine Reihe anatomischer Merkmale von den ihnen zunächst verwandten Cycloganoiden abgegrenzt, zu denen aber bei einigen Teleosteern Übergänge bestehen. Das Skelet charakterisiert sich durch die wohlgesonderten, meist knöchernen bikonkaven Wirbel und durch den knöchernen Schädel, unter welchem freilich oft noch Reste des ursprünglichen knorpeligen Primordialcraniums zurückbleiben. Nur selten erscheint die Haut nackt oder scheinbar schuppenlos, indem ihre sehr kleinen Schuppen nicht über die Oberfläche hervorragen, häufiger treten in ihr knöcherne Schilder und Tafeln, namentlich hinter dem Kopfe auf; in der Regel wird sie von cycloiden oder ctenoiden, dachziegelförmig gelagerten Schuppen bedeckt. Die Teleosteer besitzen einen Bulbus arteriosus mit nur zwei Klappen an seinem Ursprunge. Ein Bulbus cordis und eine Spiralklappe des Darmes kommen nur selten und dann rudimentär vor. Die meist kammförmigen Kiemen liegen unter einem Kiemendeckel, dem sich eine vom Zungenbogen getragene, durch Radii branchiostegi gestützte Kiemendeckelhaut anschließt. Harn- und Geschlechtsorgane münden hinter dem After, entweder gesondert oder vereint auf einer Urogenitalpapille. Nur wenige Knochenfische gebären lebendige Junge, fast alle legen kleine Eier in sehr bedeutender Menge an geschützten Brutplätzen ab. Die Entwicklung vieler Formen gestaltet sich als Metamorphose.

Die systematische Gruppierung der zu den Teleosteern gehörigen Fische bietet große Schwierigkeiten. In der folgenden Übersicht sind die Unterordnungen nach dem Einteilungsversuche von Boulenger angenommen.

1. Unterordnung. *Malacopterygii.* Schwimmblase, wenn vorhanden, mit dem Darm in Kommunikation. Mesocoracoid (Spangenstück) vor-

[1]) G. A. Boulenger, A Synopsis of the Suborders and Families of Teleosteans Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist. 1904. J. Hyrtl, Das uropoetische System der Knochenfische. Denkschr. Akad. Wien 1850. A. Agassiz, On the young Stages of some osseous Fishes. Proc. Amer. Acad. XIII, XIV, XVII. 1877—1882. A. Agassiz and C. O. Whitman, The development of osseous Fishes I. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XIV. 1885. W. Sörensen, Om Forbeninger i Svömmeblaeren, Pleura og Aortas Vaeg etc.; Vid. Selsk. Skr. Kopenhagen 1890. A. Swaen et A. Brachet, Étude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. Arch. Biol. XVI, XVIII. 1899, 1901. J. Boeke, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. Petrus Camper. 1903—1904. J. F. Gudernatsch, The Thyreoid Gland of the Teleosts. Journ. Morph. XXI. 1910. N. Rosén, Studies on the Plectognaths. Arkiv f. Zool. Stockholm. 1912—1913. B. Grassi, Metamorphose der Muraenoiden. Jena 1913, u. zahlr. and. Schriften.

handen. Flossen ohne Stacheln. Vordere Wirbel distinkt, ohne Webersche Knöchelchen.

Fam. *Elopidae.* Mit knöcherner Kehlplatte. *Elops saurus* L. Trop. Meere.

Fam. *Mormyridae.* Kopf und Kiemendeckel mit nackter Haut. Kopf zuweilen schnabelartig verlängert. Auge von der Haut überzogen. Kiemenöffnung ein kleiner Schlitz. Haben jederseits am Schwanz ein sog. pseudoelektrisches Organ. *Mormyrus caschive* Hasselq. Nil. *Gymnarchus niloticus* Cuv. Nil, Westafrika.

Fam. *Osteoglossidae.* Süßwasserfische mit von großen harten Schuppen bedecktem Körper. Rückenflosse der Afterflosse gegenüber auf dem Schwanze. *Osteoglossum bicirrosum* Vand. *Arapaima gigas* Cuv. Bis 4·5 m lang. Größter Flußfisch. Brasilien, Guiana. *Heterotis niloticus* Cuv. Afrika.

Fam. *Clupeidae,* Heringe. Mit ziemlich komprimiertem Körper, der mit Ausnahme des Kopfes von großen dünnen, leicht abfallenden Schuppen bedeckt ist. *Clupea harengus* L., Hering, in den nordischen Meeren. Läßt mehrere nach Aufenthalt und Laichzeit verschiedene Rassen unterscheiden. Schart sich zur Laichzeit zu dichten Zügen zusammen. *C. (Harengula) sprattus* L., Sprott, in der Nord- und Ostsee. *Engraulis encrasicholus* L., Anschovis, Sardelle. Westeurop. Küste, Mittelmeer. *Alausa alosa* L. Maifisch. Wandert im Mai zur Laichzeit aus dem Meere in die Ströme. *A. pilchardus* Walb., Sardine, Mittelmeer.

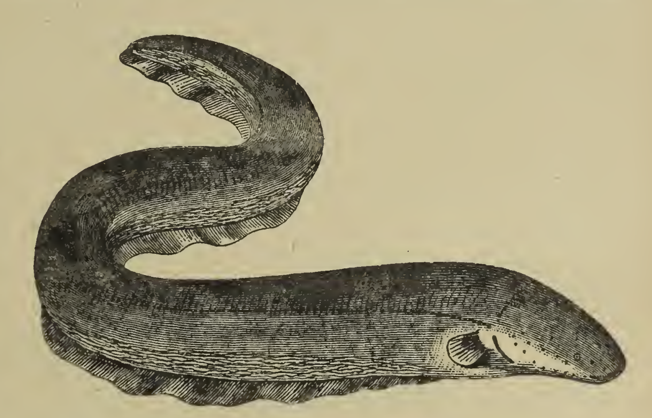


Fig. 894. *Gymnotus electricus* (nach Sachs). ca. 1/10

Fam. *Salmonidae,* Lachse. Mit Fettflosse. Aus den Ovarien fallen die Eier in die Bauchhöhle und gelangen durch einen unpaaren Genitalporus nach außen. Zur Laichzeit, die meist in die Wintermonate fällt, zeigen beide Geschlechter oft auffallende Unterschiede. Große Raubfische, die vorzugsweise den Flüssen, Gebirgsbächen und Seen der nördlichen Gegenden angehören, klares kaltes Wasser mit steinigem Grunde lieben, aber auch im Meere Vertreter haben, welche zur Laichzeit in die Ströme und deren Nebenflüsse steigen. *Coregonus wartmanni* Bl. Renke, Blaufelchen. In den Alpenseen. *Thymallus thymallus* L. Äsche. In den Gebirgswässern von Nord- und Mitteleuropa. *Osmerus eperlanus* L., Stint, Nord- und Ostsee. *Salvelinus alpinus* L. (*Salmo salvelinus* L.), Saibling. In den Gebirgsseen Mitteleuropas. *Hucho hucho* L., Huchen, großer Raubfisch. Im Donaugebiet. *Salmo salar* L., Lachs. In den nördl. Meeren. *S. lacustris* L., Seeforelle, Schwebforelle, in den Binnenseen der mitteleuropäischen Alpenländer. *S. trutta* L., Meerforelle, Lachsforelle. Nördl. Meere. *S. fario* L., Forelle. Im Süßwasser. Europa. *S. irideus* Gibb. Regenbogenforelle. Nordamerika.

Fam. *Stomiatidae.* Tiefseefische von langgestrecktem meist unbeschupptem Körper mit großem Munde, die Maxillaria stärker als die Intermaxillaria und mit Zähnen besetzt. Gebiß mit großen Fangzähnen. Augen groß. Bauchflossen gewöhnlich weit hinten. Brustflossen häufig reduziert, zuweilen fehlend. Mit Leuchtorganen. *Chauliodus sloanei* Bl. Schn. Mittelmeer, Atl. Ind. Oz. *Stomias boa* Risso. Mittelmeer, Atl. u. Paz. Oz. *S. valdiviae* A. Br. Atl. u. Ind. Oz. *Astronesthes niger* Rich. Atl. Oz.

Fam. *Sternoptychidae.* Körper schlank oder kurz und hoch, seitlich kompreß, nackt oder mit dünnen Schuppen. Mundspalte weit. Zähne meist klein. Mit Leuchtorganen. Tiefseeformen. *Cyclothone signata* Garm. Atl. u. Ind. Oz. Adria. *Argyropelecus hemigymnus* Cocco. Körper kurz und hoch. Mit Teleskopauge. Atl. u. Ind. Oz. Mittelmeer. *Sternoptyx diaphana* Herm. Atl. u. Ind. Oz.

2. Unterordnung. *Ostariophysi.* Schwimmblase, wenn vorhanden, mit dem Darm in Kommunikation. Mesocoracoid (Spangenstück) vorhanden; Flossen ohne Stacheln oder Rücken- und Brustflosse mit einem Stachel. Die vorderen 4 Wirbel stark modifiziert, oft verschmolzen, mit Weber schen Knöchelchen (Fig. 874).

Fam. *Characinidae.* Süßwasserfische meist mit kleiner Fettflosse. *Macrodon trahira* Spix. *Serrasalmo piraya* Cuv. Brasilien, Guiana. *Salminus brevidens* Cuv. Brasilien. *Hydrocyon forskali* Cuv. Nil.



Fig. 895. Untere Schlundknochen mit den Zähnen vom Karpfen (nach Heckel u. Kner).



Fig. 896. *Rhodeus amarus,* Weibchen (nach v. Siebold). $^1/_1$

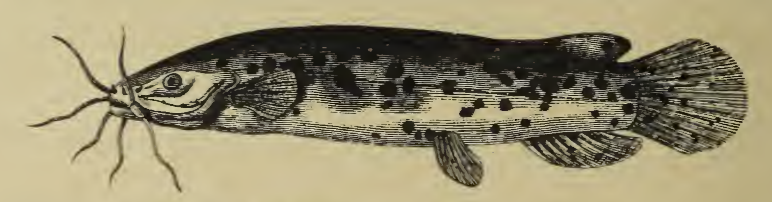


Fig. 897. *Malopterurus electricus* (nach Cuvier u. Valenciennes). $^1/_{10}$

Fam. *Gymnotidae.* Körper aalförmig. Kiemenöffnung eng. *Gymnotus electricus* L., Zitteraal. Körper unbeschuppt. Mit mächtigem elektrischen Organ längs des Schwanzes. In Flüssen und Sümpfen von Brasilien und Guiana (Fig. 894). *Sternarchus albifrons* L. Körper beschuppt, Brasilien.

Fam. *Cyprinidae,* Karpfen. Süßwasserfische mit enger, oft Barteln tragender Mundspalte, schwachen zahnlosen Kiefern, aber stark bezahnten unteren Schlundknochen (Fig. 895). Das Basioccipitale mit einem Fortsatz (Fig. 874), an welchem sich eine verhornte Platte des Darmepithels, der sog. Karpfenstein, findet. *Cyprinus carpio* L., Karpfen. *C. carassius* L. (*Carassius vulgaris* Nilss.), Karausche. *Tinca vulgaris* Cuv., Schleie. *Barbus fluviatilis* Ag., Barbe, *Gobio fluviatilis* Flem., Gründling. *Rhodeus amarus* Bl., Bitterling. Weibchen mit Legeröhre, bringt die Eier in die Kiemen der Flußmuscheln (Fig. 896). *Alburnus lucidus* Heck., Laube. *Leuciscus rutilus* L., Rotauge, Plötze. *L. cephalus* L., Dickkopf, Schuppfisch. *Chondrostoma nasus* L., Näsling. *Abramis brama* L., Brachsen. *Phoxinus laevis* L. Ag., Pfrille. Europa. *Aulopyge hügeli* Heck. Schuppenlos. In Flüssen von Dalmatien und Bosnien. Hier schließen sich die

Schmerlen *(Acanthopsidae)* an. Schwimmblase in einer Knochenkapsel. *Misgurnus fossilis* L., Schlammpitzger. *Nemachilus barbatulus* L., Schmerle, Grundel. *Cobitis taenia* L., Steinpitzger. Europa.

Fam. *Siluridae,* Welse. Süßwasserfische, meist mit breitem, niedergedrücktem Kopf, starker Zahnbewaffnung und nackter oder mit Knochenschildern gepanzerter Haut. 1 bis 4 Paare von Barteln. *Clarias lazera* C. V. Afrika, Syrien. *Heterobranchus bidorsalis* Geoffr. Nil. *Saccobranchus fossilis* Bl. Mit Luftsack der Kiemenhöhlenschleimhaut, der weit nach hinten reicht. Vorderindien. *Silurus glanis* L., Wels, Waller. Größter Knochenfisch Europas. *Amiurus nebulosus* Raf. Zwergwels. Nordamerika. *Malopterurus electricus* L., Zwitterwels. Nil (Fig. 897). *Callichthys* L., Panzerwels. Südamerika. Hier schließen sich an *Loricaria* L., *Aspredo* L., trop. Amerika.

3. Unterordnung. *Symbranchii.* Aalähnliche Fische ohne paarige Flossen. Kiemenspalten in einen einzigen ventralen Schlitz verschmolzen. Schwimmblase fehlt.

Fam. *Amphipnoidae.* Ein Luftsack der Kiemenhöhle vorhanden. Fische des Süß- und Brackwassers. *Amphipnous cuchia* Buch. Ham., Bengalen. Hier schließt sich an *Symbranchus marmoratus* Bl. Südamerika.

4. Unterordnung. *Apodes.* Schwimmblase, wenn vorhanden, mit dem Darm in Verbindung. Intermaxillaria fehlen. Gürtel der Vorderextremität vom Schädel entfernt. Flossen ohne Stacheln. Bauchflossen fehlen.

Fam. *Anguillidae,* Aale. Der langgestreckte Körper nackt oder mit rudimentären Schuppen. Als Larven der Aale und ihrer Verwandten haben sich die glashellen *Leptocephaliden* erwiesen (Grassi). *Anguilla anguilla* L., Aal. Wandert zur Fortpflanzungszeit im Herbst aus den Flüssen in die Meerestiefe und erlangt hier die Geschlechtsreife. Die Larve früher als *Leptocephalus brevirostris* bekannt. Atl. Oz. Mittelmeer. *Conger conger* L. (*vulgaris* Cuv.). In allen Meeren verbreitet. Hier schließt sich an *Muraena helena* L. Ohne Brustflossen. In allen Meeren verbreitet.

5. Unterordnung. *Haplomi.* Schwimmblase, wenn vorhanden, mit dem Darm in Kommunikation. Flossen gewöhnlich ohne, selten mit wenigen Stacheln.

Fam. *Galaxiidae.* Körper nackt. Rückenflosse weit hinten. Im Süßwasser der südlichen Halbkugel. *Galaxias attenuatus* Jen. Neuseeland, Tasmanien, Südaustralien. Falklandsinseln, Südamerika.

Fam. *Esocidae.* Mit breitem, niedergedrücktem Kopfe, weit nach hinten gerückter Rückenflosse und verdeckten drüsigen Pseudobranchien. Gefräßige Raubfische mit weitgespaltenem Rachen und kräftiger Zahnbewaffnung. *Esox lucius* L., Hecht. Hier schließt sich an *Umbra krameri* J. Müll., Hundsfisch. Europa.

Fam. *Myctophidae.* Mit Fettflosse. *Myctophum coeruleum* Klzgr. (Fig. 143). (*Scopelus engraulis* Gthr.) Ind. Oz. *M. benoiti* Cocco. Mittelmeer, Atl. Oz. Mit Leuchtorganen. Tiefsee. *Ipnops murrayi* Gthr. Blind. Tiefsee. Südatl. u. Ind. Oz.

Fam. *Cyprinodontidae,* Zahnkarpfen. Süßwasser- und Brackwasserfische, meist lebendig gebärend. *Cyprinodon* (*Lebias* Cuv.) *calaritanus* C. V. Im Brackwasser, Südeuropa. *Anableps tetrophthalmus* Bl. Mit geteiltem Auge. Im Süßwasser, Guiana (Fig. 898). Hier schließt sich an *Amblyopsis spelaea* Dek. Augen rudimentär. In Höhlen von Nordamerika.

6. Unterordnung. *Heteromi.* Schwimmblase ohne offenen Gang. Parietalknochen trennen die Frontalia vom Supraoccipitale. Gürtel der Brustflosse am Supraoccipitale oder Epioticum aufgehängt.

Fam. *Fierasferidae.* Körper in einen langen Schwanz ausgezogen. Bauchflossen fehlen. After unter der Kehle. *Fierasfer acus* Brünn. Nackt. Lebt in Holothurien. Atl. Oz., Mittelmeer.

7. Unterordnung. *Catosteomi.* Schwimmblase, wenn vorhanden, ohne offenen Gang. Die Parietalia durch das Supraoccipitale getrennt. Coracoideum gewöhnlich sehr groß oder nach hinten verlängert. In diese Gruppe gehören auch die früher als *Lophobranchii* vereinigten Familien.

Fam. *Gasterosteidae.* Körper ohne Schuppen oder an den Seiten mit plattenartigen Schuppen. *Gasterosteus aculeatus* L., Stichling. Bekannt durch Nestbau und

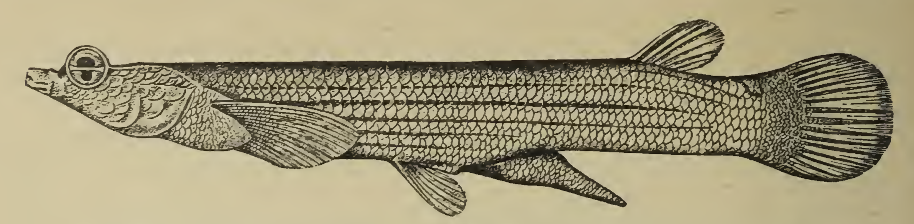


Fig. 898. *Anableps tetrophthalmus,* Männchen (nach Boulenger). ca. 1/2

Brutpflege (Fig. 899). *G. pungitius* L., Kleiner Stichling. Süß- und Brackwasser. Europa (Fig. 900). *G. spinachia* L., Seestichling. Nordeurop. Meere.

Fam. *Fistulariidae.* Körper langgestreckt. Mit röhrenförmig verlängerter Schnauze. *Fistularia tabacaria* L. Atl. Oz. *Aulostoma chinense* L. Ind. Oz.

Fam. *Centriscidae.* Körper kompreß, gepanzert, Schnauze verlängert. *Centriscus scolopax* L., Schnepfenfisch. Atl. Oz., Mittelmeer. *Amphisile scutata* L. Ind. und Chin. Meer.

Fam. *Syngnathidae.* Mit gepanzerter Haut, röhrenförmig verlängerter zahnloser Schnauze, Kiemenöffnung eng, Kiemen büschelförmig. Bauchflossen fehlen, Brustflossen klein. Männchen mit Bruttasche (Fig. 901). *Syngnathus acus* L., Seenadel. *S. (Nerophis) ophidion* L. Auch Brust- und Schwanzflosse fehlen. *Hippocampus hippocampus* L. (*antiquorum* Leach). Seepferdchen. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier fügt sich an *Solenostoma* Lac.

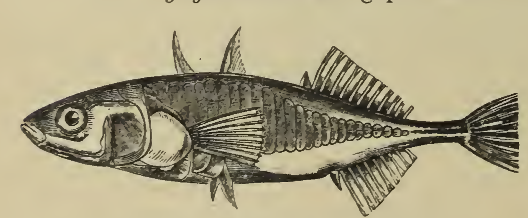


Fig. 899. *Gasterosteus aculeatus* (nach Heckel u. Kner). 1/1

Fam. *Pegasidae.* Mit gepanzerter Haut. Körper abgeflacht, mit großen, flügelförmig ausgebreiteten Brustflossen und kleinen Bauchflossen. Kopf mit röhrenförmiger zahnloser Schnauze. Kiemenöffnung eng. *Pegasus volans* L. Ostindien.

8. Unterordnung. *Percesoces.* Schwimmblase, wenn vorhanden, ohne offenen Gang. Parietalia durch das Supraoccipitale getrennt. Bauchflossen, wenn vorhanden, am Bauch oder wenigstens durch den Basalknochen nicht fest mit dem Clavicularbogen verbunden.

Fam. *Scombresocidae.* Marine Weichflosser mit cycloider Beschuppung und einer Reihe von gekielten Schuppen jederseits am Bauch. Untere Schlundknochen verwachsen. *Belone acus* Risso, Hornhecht. Mittelmeer. *Scombresox saurus* Walb. Makrelenhecht. *Hemirhamphus far* Forsk. Unterkiefer verlängert. Ind. Oz., Atl. Oz.

Exonautes (Exocoetus) exsiliens P. L. S. Müll., Flughecht. Brustflossen flügelförmig vergrößert. *E. rondeleti* C. V. (Fig. 902). *Exocoetus volitans* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Ammodytidae.* Körper gestreckt, mit sehr kleinen Schuppen bedeckt. Unterkiefer spitz, vorragend. Kiefer zahnlos. Bauchflosse fehlt. *Ammodytes tobianus* L., Sandaal. Nordsee.

Fam. *Mugilidae,* Meeräschen. Den Weißfischen nicht unähnliche Fische mit abgeflachtem Kopf, mit ziemlich großen Schuppen. Bezahnung schwach. Gehen gern in Brackwasser. *Mugil cephalus* L. Mittelmeer. *Atherina hepsetus* L. Atl. Oz. Mittelmeer. *A. mochon* C. V. Mittelmeer. *A. lacustris* Bp. Mittelitalien. Seen. Wahrscheinlich Varietät von *A. mochon.*

Fam. *Anabantidae (Labyrinthici),* Labyrinthfische. Mit labyrinthförmigen Höhlungen im oberen Kiemenbogenknochen des 1. Kiemenbogens (Fig. 880). Süßwasserfische. *Anabas scandens* Dald., Kletterfisch. Ostindien. *Polyacanthus (Macropodus) viridiauratus* Lac. Großflosser, Paradiesfisch. Baut ein Nest aus dem durch Aufnahme von Luftblasen schäumigen Mundsekret. Südchina. *Osphromenus olfax* Comm. Gurami. Sunda-Ins.



Fig. 900. Nest des *Gasterosteus pungitius* (nach Landois). 1/1

9. Unterordnung *Anacanthini.* Schwimmblase ohne offenen Gang. Parietalia getrennt durch das Supraoccipitale. Bauchflossen unter oder vor den Brustflossen. Flossen ohne Stacheln. Kaudalflosse ohne verbreiterte Hypuralknochen, symmetrisch.

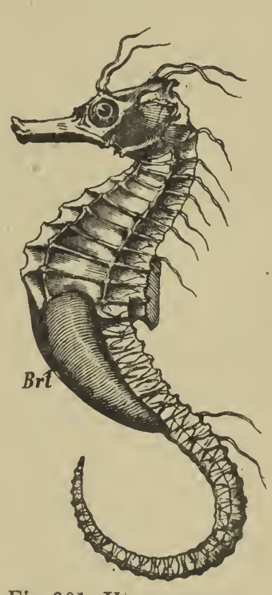


Fig. 901. *Hippocampus*-Männchen mit der Bruttasche *(Brt).* 1/1

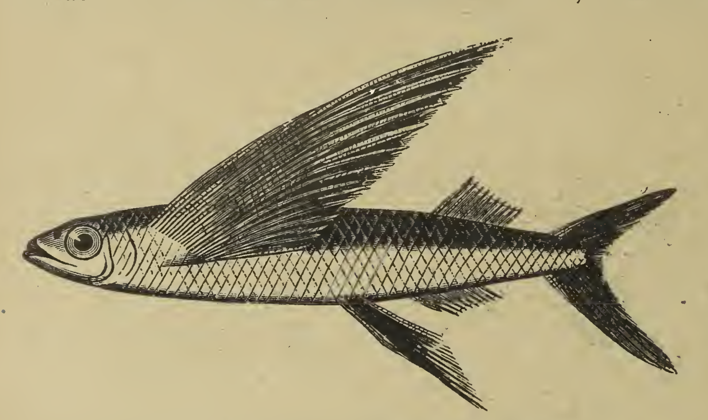
Fam. *Macrouridae.* Der Körper mit langem, sich zuspitzendem Schwanz. Schwanzflosse fehlt. Vorzugsweise Tiefseefische. *Coelorhynchus (Macrurus) coelorhynchus* Bp. Mittelmeer. *Macrourus berglax* Lac. Nord. Meere.

Fam. *Gadidae,* Schellfische. Langgestreckte Fische mit kleinen weichen Schuppen, meist mehreren Rücken- und Afterflossen. Bauchflossen kehlständig. Kiemenspalte weit. *Gadus callarias* L., Dorsch *(G. morrhua* L., Kabeljau, die größere Form), getrocknet als Stockfisch, gesalzen als Laberdan im Handel; aus der Leber wird der Lebertran bereitet. Atl. Oz., Ostsee. *Melanogrammus aeglefinus* L., Schellfisch. Nordsee. *Merluccius merluccius* L. *(vulgaris* Flem.). Mittelmeer. *Lota vulgaris* Cuv., Quappe, Rutte. Raubfisch des Süßwassers. Mitteleuropa. *Motella tricirrata* Bl. Atl. Oz., Mittelmeer.

10. Unterordnung. *Acanthopterygii.* Schwimmblase ohne offenen Gang. Supraoccipitale in Kontakt mit den Frontalia. Bauchflossen brust- oder kehlständig. Basalstücke der Bauchflossen fest mit dem Gürtel der Brustflosse verbunden. Flossenstrahlen meist zu Stacheln entwickelt.

Fam. *Percidae,* Barsche. Brustflosser mit Ctenoidschuppen, mit gezähnelten oder bedornten Kiemendeckelstücken. *Perca fluviatilis* L. Flußbarsch, gefräßiger Raubfisch. Europa. Nordasien (Fig. 867). *Morone labrax* L. (*Labrax lupus* Cuv.), Seebarsch. Atl. Oz., Mittelmeer. *Acerina cernua* L. Kaulbarsch, Flußfisch. Europa, Nordasien. *Lucioperca sandra* Cuv., Sander, Schill. Flußfisch. Europa. *Aspro zingel* L. Donau. Hier schließt sich an *Serranus scriba* L. Zwitter. Mittelmeer. Ferner *Toxotes jaculator* Pall. Spritzfisch. Ostindien, Polynesien. *Lepomis auritus* L. (*Pomotis vulgaris* C. V.). Sonnenfisch. Nordamerik. Seen.

Fam. *Sciaenidae.* Brustflosser mit ctenoiden Schuppen. Kiemendeckelstücke schwach oder nicht bewehrt. *Umbrina cirrhosa* L., Schattenfisch. *Sciaena umbra* L. (*Corvina nigra* Bl.). *S. aquila* Risso. Atl. Oz., Mittelmeer. *Pogonias cromis* L., Trommelfisch. Atl. Küste, Nordamerika.


Fig. 902. *Exonautes (Exocoetus) rondeleti* (nach Cuvier u. Valenciennes). 1/5

Fam. *Cepolidae.* Körper bandförmig mit sehr kleinen cycloiden Schuppen. *Cepola rubescens* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Sparidae.* Meerbrassen. Mit ziemlich hohem Körper, meist mit feingezähnelten Ctenoidschuppen. Kiemendeckelstücke unbewaffnet. Manche Zwitter. *Cantharus lineatus* Mont. *Box salpa* L. *Diplodus sargus* L. (*Sargus rondeleti* C. V.). *Charax puntazzo* L. *Pagellus erythrinus* L. *Chrysophrys aurata* L., Goldbrasse. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließt sich an *Dentex dentex* L. (*vulgaris* C. V.). Mittelmeer, Atl. Oz.

Fam. *Mullidae,* Meerbarben. Körper niedrig, zusammengedrückt mit großen glattrandigen oder fein gezähnelten Schuppen. Zwei lange Barteln am Zungenbein. *Mullus barbatus* L. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Chaetodontidae.* Lebhaft gefärbte Fische mit hohem, stark komprimiertem Körper. Rücken- und Afterflosse mehr oder minder mit Schuppen bedeckt. Kopf zuweilen schnauzenförmig. *Chaetodon fasciatus* Forsk. Ind. Oz., Rot. Meer.

Fam. *Labridae,* Lippfische. Lebhaft gefärbte Fische mit aufgewulsteten vorstreckbaren Lippen. *Labrus maculatus* Bl. Europäische Küste. *Crenilabrus pavo* Brünn. Mittelmeer. *Julis pavo* Hasselq. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließt sich an *Sparisoma (Scarus) cretense* L., Papageifisch. Mittelmeer, Atl. Oz.

Fam. *Scombridae,* Makrelen. Von langgestreckter, mehr oder minder kompresser, zuweilen sehr hoher Körpergestalt, oft mit silberglänzender Haut, bald nackt, bald mit kleinen Schuppen, stellenweise auch, namentlich an der Seitenlinie, mit gekielten Knochenplatten bekleidet, meist mit halbmondförmig ausgeschnittener Schwanzflosse. Bilden zumal wegen des schmackhaften Fleisches einen wichtigen Gegenstand des

Fischfanges. *Scomber scombrus* L., Makrele. *Thunnus thynnus* L., Thunfisch. *Sarda (Pelamys) sarda* Bl. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließen sich an *Trachurus (Caranx) trachurus* L., Stocker, weit verbreitet. *Naucrates ductor* L. Wärmere Meere. *Xiphias gladius* L., Schwertfisch. Mittelmeer, Atl. Oz. *Lepidopus caudatus* Euphr. Atl. Oz., Mittelmeer. *Brama raji* Bl. Atl. Oz., Mittelmeer.

Fam. *Zeidae.* Körper stark komprimiert und hoch, mit sehr kurzem Rumpf. Schuppen sehr klein oder fehlend. Eine Reihe von knöchernen Platten längs der unpaaren Flossen und am Abdomen. *Zeus faber* L., Petersfisch, Heringskönig. Weit verbreitet.

Fam. *Pleuronectidae,* Seitenschwimmer. Leib komprimiert, scheibenförmig, mit sehr kurzem Rumpf und auffallend asymmetrisch. Die nach oben dem Lichte zugekehrte Seite ist pigmentiert (mit Farbenwechsel), die andere pigmentlos. Beide Augen liegen auf der pigmentierten Seite, nach welcher der Kopf gedreht und die Gruppierung seiner Knochen verschoben scheint. Larven symmetrisch. *Hippoglossus hippoglossus* L., Heilbutt. Nordeurop. Küsten. *Rhombus maximus* L., Steinbutt. *Pleuronectes platessa* L., Scholle, Goldbutt. Europ. Küsten. *Limanda limanda* L., Kliesche. *L. flesus* L., Flunder (steigt in die Flüsse). Nordeurop. Küsten. *Solea vulgaris* Quensel, Seezunge. Nordsee und Mittelmeer.

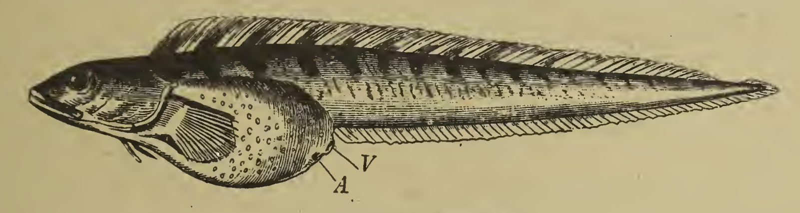


Fig. 903. *Zoarces viviparus.* 1/8
A Afteröffnung, *V* Urogenitalöffnung.

Fam. *Gobiidae,* Meergrundeln. Langgestreckte niedrige Fische, mit kehl- und brustständigen Bauchflossen, die sehr nahe aneinanderstehen oder zu einer Scheibe verwachsen. *Gobius niger* L. Atl. Oz., Mittelmeer. *G. fluviatilis* Pall. In Flüssen Italiens und des südwestl. Rußlands.

Fam. *Echeneidae.* Vordere Rückenflosse in eine Haftscheibe umgestaltet. *Echeneis naucrates* L., Schiffshalter. Weit verbreitet.

Fam. *Scorpaenidae.* Mehrere Kopfknochen bedornt. Praeoperculum durch einen besonderen Stützknochen mit den Infraorbitalia verbunden. Einige mit Giftdrüsen an den Flossenstacheln. *Scorpaena porcus* L. *S. scrofa* L. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließen sich an *Cottus gobio* L., Kaulkopf. Bekannt durch die Brutpflege des Männchens. In klaren Bächen. Europa. *Myoxocephalus scorpius* L., Seeskorpion. Nordeurop. Meere. *Cyclopterus lumpus* L., Seehase. Nordeurop. Küsten.

Fam. *Triglidae,* Knurrhähne. Die Infraorbitalia mit dem Praeoperculum zu einer sehr vollständigen Knochendecke vereinigt. Brustflossen groß, die drei ersten Strahlen gesondert und fühlerartig entwickelt. *Prionotus evolans* L. Atl. Oz. *Trigla gurnardus* L. *T. hirundo* Bl. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließt sich an *Cephalacanthus (Dactylopterus) volitans* L., Flughahn. Mittelmeer, Atl. Oz.

Fam. *Trachinidae.* Der Infraorbitalring artikuliert nicht mit dem Praeoperculum. *Trachinus draco* L. Mit Giftdrüse. Atl. Oz., Mittelmeer. Hier schließt sich an *Uranoscopus scaber* L. Mittelmeer. *Astroscopus guttatus* Abbott. Mit elektrischem Organ. Atl. Küste von Nordamerika.

Fam. *Blenniidae.* Körper gestreckt, nackt oder mit kleinen Schuppen. 1 bis 3 Rückenflossen über die ganze Rückenlänge. Bauchflossen kehlständig, zuweilen rudi-

mentär. *Blennius tentacularis* Brünn. Mittelmeer. *B. vulgaris* Pollini. Mittelmeer, Gardasee. *Annarhichas lupus* L., Seewolf. Nord-Atl. Hier schließt sich an *Zoarces viviparus* L., Aalmutter, lebendig gebärend. Nord- u. Ostsee (Fig. 903).

Fam. *Ophidiidae.* Körper gestreckt, Schwanz allmählich sich zuspitzend, ohne deutliche Schwanzflosse. Bauchflossen zu Filamenten reduziert. *Ophidium barbatum* L. Schlangenfisch. Mittelmeer.

Fam. *Trachypteridae.* Körper bandartig, silberglänzend, nackt oder mit sehr kleinen Schuppen. Rückenflosse längs des ganzen Rückens. *Trachypterus taenia* Bl. Schn. Mittelmeer.

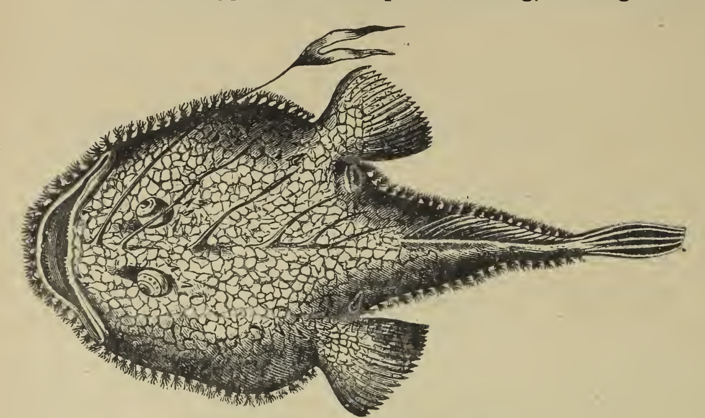


Fig. 904. *Lophius piscatorius* (nach Cuvier und Valenciennes). $^1/_{10}$

11. Unterordnung. *Opisthomi.* Schwimmblase ohne offenen Gang. Kiemendeckel wohl entwickelt, unter der Haut verborgen. Supraoccipitale in Kontakt mit den Frontalia. Gürtel der Vorderextremität an der Wirbelsäule weit hinter dem Schädel aufgehängt. Bauchflossen fehlen.

Hierher gehört nur die Fam. *Mastacembelidae.* Süßwasserfische von Südasien und Afrika. *Mastacembelus armatus* Lac. Indien.

12. Unterordnung. *Pediculati.* Schwimmblase ohne offenen Gang. Kiemendeckel groß, unter der Haut verborgen. Supraoccipitale mit den Frontalia in Kontakt. Bauchflossen kehlständig. Kiemenöffnung zu einem Loch reduziert. Haut nackt oder von rauhen Höckern bedeckt. Die Brustflossen, durch stielförmige Verlängerung der Wurzel armähnlich entwickelt, werden auch zum Fortschieben gebraucht.

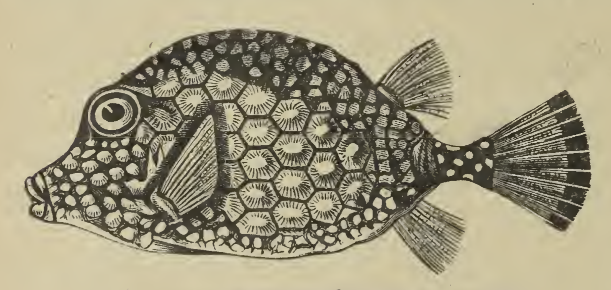


Fig. 905. *Lactophrys (Ostracion) triqueter* (aus règne animal). ca. $^1/_4$

Fam. *Lophiidae.* Von gedrungener plumper Körperform. Mit eigentümlichen Hautanhängen und angelartigen aufrichtbaren Fäden zum Heranlocken kleiner Fische. *Lophius piscatorius* L., Seeteufel. Europ. Küsten. (Fig. 904). Hier schließt sich an *Ogcocephalus (Malthe) vespertilio* L. Westindien.

13. Unterordnung. *Plectognathi.* Schwimmblase ohne offenen Gang. Opercularknochen mehr oder minder reduziert. Supraoccipitale in Kontakt

mit den Frontalia. Maxillare und Intermaxillare fest verwachsen. Mundspalte eng. Kiemenspalten sehr reduziert. Körper mit Knochenschildern oder Stacheln bedeckt oder nackt. Bauchflossen können fehlen.

Fam. *Balistidae,* Hornfische. Der seitlich komprimierte Körper mit rauhkörniger oder von harten rhombischen Schildern bedeckter Haut. *Canthidermis (Balistes) maculatus* Bl. Atl., Ind. Oz. *Balistes capriscus* Gm. (*carolinensis* Gm.). Weit verbreitet.

Fam. *Ostraciontidae,* Kofferfische. Körperform kofferartig, dreikantig oder vierkantig, oft in hornartige Fortsätze auslaufend, mit festem, aus polyedrischen Knochentafeln gebildetem Hautpanzer, an welchem nur die Flossen und der Schwanz beweglich sind. *Lactophrys (Ostracion) triqueter* L. (Fig. 905). Westindien. *L. tricornis* L. Atl. Oz.

Fam. *Tetrodontidae.* Mit rauhkörniger oder bestachelter Haut. Magen mit sehr großer ventraler Aussackung, die mit Luft gefüllt werden kann, wodurch die Tiere sich aufblähen können. *Tetrodon lagocephalus* L. Atl. u. Paz. Oz. *Spheroides testudineus* L. Atl. Oz. *Ovoides fahaka* Hasselq. Nil, Westafrika. Hier schließt sich an *Diodon hystrix* L. Atl. Oz., Ind. Oz.

Fam. *Molidae.* Körper komprimiert, kurz, hoch, mit sehr kurzem abgestutzten Schwanz. Hautbedeckung rauh. Bauchflossen fehlen. *Mola (Orthagoriscus) mola* L., Mondfisch. Wärmere Meere.

III. Klasse. **Amphibia (Batrachia), Lurche.**[1]

Wechselwarme Wirbeltiere mit meist nackter Haut, mit als Füße entwickelten Gliedmaßen, mit Lungen und vorübergehender oder persistenter Kiemenatmung, mit einfacher Kammer und unvollständig oder vollständig doppelter Vorkammer des Herzens. Entwicklung in der Regel mittels Metamorphose.

---

[1]) Außer J. Wagler, Merrem, Boulenger vgl. Duméril et Bibron, Erpétologie générale etc., Paris 1834—1854. Rusconi, Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Pavie 1854. C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862. O. Hertwig, Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. mikr. Anat. XI. Suppl. 1874. A. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. J. W. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. III. 1876. J. E. V. Boas, Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. VII. 1882. O. Hertwig, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jenasche Zeitschr. f. Naturw. XV, XVI. 1881—1882. F. Hochstetter, Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morph. Jahrb. XIII. 1887. E. Zeller, Ueber die Befruchtung der Urodelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIX. 1890. F. E. Schulze, Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. Abh. Akad. Berlin 1888, 1892. C. K. Hoffmann, Amphibien. Bronn's Class. u. Ordn. d. Thierr. 1873—1878. E. D. Cope, The Batrachia of North America. Bull. U. S. Nat. Mus. Washington 1889. F. Werner, Die Reptilien und Amphibien Oesterreich-Ungarns und der Occupationsländer. Wien 1897. Lurche und Kriechtiere. Brehms Tierleben. 4. Aufl. IV. 1912. B. Dürigen, Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897. H. Gadow, Amphibia and Reptiles. London 1901. E. J. Bles, The life-history of Xenopus laevis Daud. Transact. R. Soc.

Die äußere Körpergestalt erinnert zuweilen noch durch den Besitz eines flossenförmigen Ruderschwanzes an die Fische, weist jedoch schon auf den wechselnden Aufenthalt im Wasser und auf dem Lande hin, und es ist der Rumpf stets walzenförmig. Den Fischen gegenüber zeigt der Körper eine reichere Regionenbildung, indem außer dem Kopf eine Hals-, Brust-, Lenden sowie Kreuzbeinregion unterschieden werden können, auf welche die Schwanzregion folgt. Es hängt dies mit den als Stützen des Körpers sich entwickelnden Extremitäten zusammen. Letztere sind als Füße mit 4—5 Zehen ausgebildet und dienen mehr als Nachschieber zur Fortbewegung des sich schlängelnden Rumpfes (Fig. 918). Nur die *Anuren,* deren kurzer gedrungener Rumpf im ausgebildeten Zustande des Schwanzes entbehrt, besitzen kräftige, zum Laufen, zum Schwimmen (und dann mit Schwimmhäuten ausgestattete) und zum Sprunge, selbst zum Klettern taugliche Extremitätenpaare. Andererseits können die Extremitäten auch verkümmern und eine reduzierte Zehenzahl aufweisen, oder vollständig fehlen, wie bei den unterirdisch meist in feuchter Erde lebenden *Blindwühlern (Gymnophiona);* dann vereinfacht sich auch die Regionenbildung des Rumpfes.

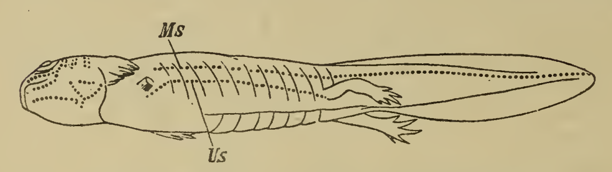


Fig. 906. Larve von *Salamandra maculosa* (nach Malbranc).
Ms mittlere, Us untere Seitenlinie.

Die drüsenreiche, auch für die Atmung (Perspiration) bedeutungsvolle Haut bleibt in der Regel nackt und schlüpfrig, nur die Blindwühler besitzen schienenartig verdickte Hautringe und in diesen Schüppchen. Doch waren die von der Steinkohlenzeit bis zur oberen Trias reich vertretenen *Stegocephalen* am Bauch und Rücken mit großen Schuppen bepanzert. Auch die Sinnesorgane der Seitenlinien (Fig. 906) finden sich bei den im Wasser lebenden Formen, insbesondere im Larvenzustande wieder. Sehr allgemein liegen Drüsen und Pigmente in der Hautbedeckung (Fig. 44 *c*). Erstere sondern oft (die *Parotoiden* sowie Drüsenwülste an den Seiten und hinteren Extremitäten) ätzende und stark riechende Säfte ab, welche auf andere Organismen giftig wirken. Die mannigfachen Färbungen der Haut rühren vornehmlich von ramifizierten Pigmentzellen der Cutis her, welche

---

Edinburgh 1905. F. Mayerhofer, Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Rippensystems der urodelen Amphibien. Arb. Zool. Inst. Wien XVII. 1909. E. Schreiber, Herpetologia Europaea. 2. Aufl. Jena 1912. H. Hoyer u. S. Udziela, Untersuchungen über das Lymphgefäßsystem von Salamanderlarven. Morph. Jahrb. XLIV. 1912. Vgl. überdies die Arbeiten von Deiters, Hasse, Retzius, Leydig, Houssay, W. K. Parker, Andersson, Göppert, Brachet, Ikeda, Drüner, Bethge, Wiedersheim, Camerano, Hoyer, Favaro, H. Rabl, Seemann u. a.

bei den Fröschen durch selbständige Gestaltveränderungen das schon lang bekannte Phänomen des Farbenwchsels bedingen.

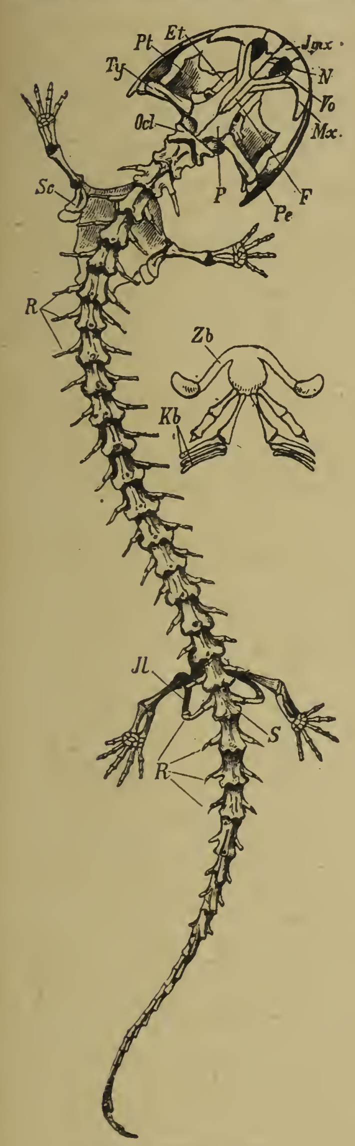


Fig. 907. Skelet von *Cryptobranchus (Menopoma) alleghaniensis*.

Ocl Occipitale laterale, *P* Parietale, *F* Frontale, *Ty* Tympanicum, *Pe* Prooticum, *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *N* Nasale, *Vo* Vomer, *Et* Os en ceinture, *Pt* Pterygoideum, *Sc* Schultergürtel, *Jl* Beckengürtel, *S* Sacralwirbel, *R* Rippen. Zungenbeinbogen *(Zb)* und Kiemenbogen *(Kb)* desselben.

Obwohl am Skelet die Chorda dorsalis in ganzer Länge (*Blinuwühler, Sirenidae, Proteidae* u. a.) persistieren kann, kommt es stets zur Bildung knöcherner, zunächst bikonkaver Wirbel, welche durch Intervertebralknorpel verbunden sind. Bei den *Salamandriden* verdrängt allmählich der wachsende Intervertebralknorpel die in ihren Resten verknorpelnde Chorda, und es kommt durch weitere Differenzierung des ersteren zur Anlage eines Gelenkkopfes und einer Gelenkpfanne, die jedoch nur bei den vorwiegend mit procoelen Wirbelkörpern versehenen *Batrachiern* zur völligen Sonderung gelangen; bei den *Salamandriden* sind die Wirbelkörper meist opisthocoel. Die Zahl der Wirbel ist bei den langgestreckten Formen eine bedeutende; bei den *Batrachiern* dagegen besteht die Wirbelsäule in der Regel nur aus neun Wirbeln mit auffallend langen Querfortsätzen, auf welche ein ungegliedertes langes Knochenstück (sog. Steißbein, *Os coccygis*) folgt, das aus der Verschmelzung einer Anzahl von Schwanzwirbeln hervorgegangen ist (Fig. 908). Kleine kurze (obere) Rippen (bei *Anuren* meist nicht mehr gesondert) finden sich mit Ausnahme des ersten Wirbels an fast allen Rumpfwirbeln; ein Anschluß an das Sternum findet niemals statt. Die Halsregion und die Sacralregion werden von je einem Wirbel gebildet (Fig. 907, 908).

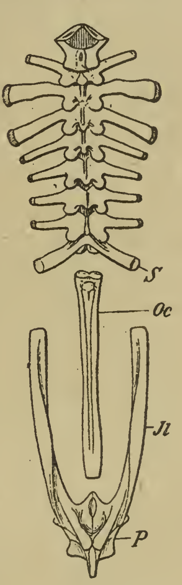
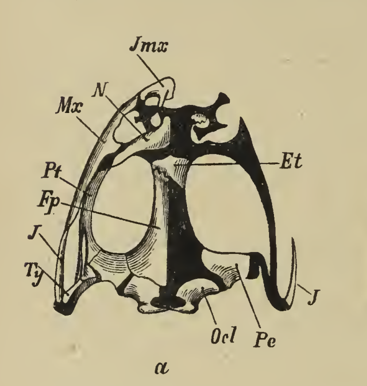


Fig. 908. Wirbelsäule und Becken von *Rana ridibunda* (n. Boulenger).

Jl Os ilium, *Oc* Os coccygis, *P* Gelenkpfanne für die hintere Extremität, *S* Sacralwirbel.

Der knorpelige Primordialschädel wird teilweise von Knochen verdrängt, die teils

Ossifikationen der Knorpelkapsel *(Occipitalia lateralia, Gehörkapsel, Orbitosphenoid, Gürtelbein* oder *Os en ceinture)* sind, teils als Belegknochen *(Parietalia, Frontalia, Nasalia, Vomer, Parasphenoideum)* ihren Ursprung nehmen (Fig. 909). In der Occipitalregion finden sich bloß zwei mächtige *Occipitalia lateralia* mit je einem Gelenkhöcker (Condylus) zur Verbindung mit dem vordersten Wirbel, so daß ein doppelter Condylus am Hinterhaupt besteht. In der vorspringenden Ohrgegend findet sich ein *Prooticum,* das von der *Fenestra vestibuli (ovalis)* durchbrochen wird. Die knorpelige Seitenwand des Schädels weist bei Urodelen ein *Orbitosphenoid* auf, während bei den Anuren weiter vorn ein ringförmiger Knochen, das *Gürtelbein* (*Os en ceinture* Cuvier, *Sphenethmoidale* Parker) vorhanden ist. An der Schädelbasis finden wir noch ein *Parasphenoideum,* an der Decke



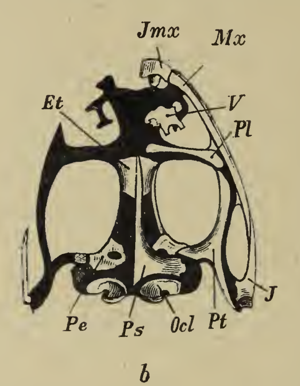


Fig. 909. Schädel von *Rana esculenta* (nach Ecker), *a* von der Dorsal-, *b* von der Ventralseite.

Ocl Occipitale laterale, *Pe* Prooticum, *Et* Gürtelbein, *Ty* Tympanicum, *Fp* Frontoparietale, *J* Quadrato-Jugale (Jugale), *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *N* Nasale, *Ps* Parasphenoideum, *Pt* Pterygoideum, *Pl* Palatinum, *V* Vomer.

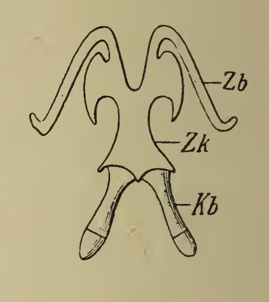


Fig. 910. Zungenbein von *Bufo vulgaris* (nach Dugès).

Zk Zungenbeinkörper, *Zb* Zungenbeinbogen, *Kb* Kiemenbogenrest.

Frontalia, Parietalia und *Nasalia,* neben welchen bei Urodelen noch *Praefrontalia* bestehen.

Das Palatoquadratum ist wie bei Lepidosiren dem Schädel fest angeschlossen. Es bildet jederseits einen weit abstehenden infraorbitalen Bogen, dessen Vorderende entweder frei bleibt oder mit dem Ethmoidalknorpel verschmilzt. Die am Ende des Palatoquadratums auftretende Ossifikation bildet das *Quadratum,* während eine dem Knorpel auflagernde, hammerförmige Deckplatte als *Squamosum,* richtiger vielleicht als *Tympanicum* bezeichnet wird. Ein von unten anliegender Knochen ist das *Pterygoideum,* an welches sich nach vorne das quer zum paarigen *Vomer* hinziehende *Palatinum* anschließt. Der äußere Kieferbogen, gebildet durch die *Intermaxillar-* und *Maxillar*knochen, kann mittels einer dritten hinteren Knochenspange *(Quadratojugale)* bis zum *Quadratum* reichen, bleibt aber bei manchen Urodelen unvollständig, indem der Oberkieferknochen fehlt. Das *Hyomandibulare* erscheint in anderer Funktion beim Gehörapparat. Am

Visceralskelet zeigt sich eine mehr oder minder tiefgreifende Reduktion im Zusammenhange mit der Rückbildung der Kiemenatmung. Die zeitlebens mit Kiemen versehenen Amphibien besitzen die Visceralbögen in größerer Zahl und in ähnlicher Gestalt, wie sie bei den übrigen Formen nur vorübergehend im Larvenleben sich finden. Hier treten noch 4 bis 5 Bogenpaare auf, von denen das vordere den Zungenbeinbogen darstellt (Fig. 907). Die Copula bleibt einfach und wird von den beiden letzten Bögen nicht mehr erreicht. Bei den *Salamandriden* persistieren außer dem Zungenbeinbogen noch Reste von zwei Kiemenbögen, während sich bei den *Anuren* im ausgebildeten Zustande nur ein weiterentwickelter Rest von Bogenstücken am Zungenbeine erhält (Fig. 910). Derselbe fügt sich an den Hinterrand des Zungenbeinkörpers an und wird als Suspensorium des Kehlkopfes verwendet.

Am Schultergerüst unterscheidet man drei Stücke als *Scapulare, Procoracoideum* und *Coracoideum,* wozu noch ein oberes knorpeliges *Suprascapulare,* ferner bei den Anuren am Procoracoideum eine *Clavicula* hinzukommt. Während bei den geschwänzten Amphibien ein unterer fester Schluß des Gürtels mit dem kleinen knorpeligen Sternum fehlt, kommt derselbe bei den Anuren sowohl durch die mediane Verbindung beider Hälften, als durch Anlagerung an das *Sternum* zustande, wozu am vorderen Ende zuweilen noch ein *Omosternum* hinzutritt. Für das Becken ist die schmale Form der Darmbeine charakteristisch, welche, an den starken Querfortsätzen eines einzigen Wirbels befestigt, an ihrem ventralen Ende mit dem Sitz- und Schambeine verbunden sind. Bei den Anuren sind die Darmbeine sehr lang und die Pars ischiopubica des Beckens ist zu einer dorsoventralen Scheibe umgewandelt (Fig. 908). Dem Vorderende des teilweise knorpeligen Ischiopubicum der Urodelen sitzt ein Knorpel *(Cartilago epipubica)* auf. Im Extremitätenskelet der Anuren verwachsen Radius und Ulna sowie Tibia und Fibula zu einem Knochen.

Das Gehirn bleibt zwar in allen Fällen klein (Fig. 86), doch sind die Hemisphären umfangreicher als bei Fischen. Zwischenhirn und Mittelhirn verhalten sich sehr einfach und lassen die bei Fischen bestehenden Komplikationen vermissen. Das Kleinhirn stellt eine schmale Lamelle vor und das verlängerte Mark umschließt eine breite Rautengrube. Die Hirnnerven verhalten sich ähnlich wie bei den Fischen, indem nicht nur der *Nervus facialis* und die Augenmuskelnerven oft noch in den Bereich des *Trigeminus* fallen, sondern *Glossopharyngeus* und *Accessorius* durch die Äste des *Vagus* vertreten werden. Der *Hypoglossus* ist wie dort erster Spinalnerv.

Von den Sinnesorganen sind Augen stets vorhanden, können allerdings rudimentär und unter der Haut verborgen sein *(Proteus, Typhlomolge, Gymnophionen).* Dem Amphibienauge fehlt ein Processus falciformis und die Chorioidealdrüse. Lidbildungen, und zwar ein oberes und ein unteres Augenlid, finden sich bei *Salamandriden,* während die *Anuren* mit Ausnahme von *Pipa* außer dem oberen Augenlide eine große Nickhaut besitzen, neben der bei *Bufo* ein unteres rudimentäres Augenlid vorkommt. Bei den Anuren tritt ein

Retraktor auf, durch welchen der große Augenbulbus weit zurückgezogen werden kann. Im Baue des *statischen Organes,* bezw. *Gehörorganes* schließen sich die Amphibien den Fischen an, doch zeigt die Lagena namentlich bei Anuren eine höhere Entwicklung und eine Papilla acustica basilaris cochleae. Vom Ductus endolymphaticus können sich sackartige Ausstülpungen bilden, die bei Anuren dorsal längs des ganzen Rückenmarkes zu verfolgen sind und seitliche, in die Pleuroperitonealhöhle vorspringende Nebenäste (die sog. *Kalksäckchen*) bilden. Bei den Anuren tritt noch eine Paukenhöhle hinzu, welche mit weiter Tuba auditiva (Eustachii) in den Rachen mündet und außen von einem in einen Knorpelring eingelassenen Trommelfell verschlossen wird, dessen Verbindung mit dem das Vorhofsfenster (Fenestra vestibuli) verschließendem Knorpelplättchen *(Operculum)* ein kleines, wohl dem *Hyomandibulare* entsprechendes Knorpelstäbchen *(Columella)* herstellt. Bei fehlender Paukenhöhle *(Gymnophionen, Urodelen)* werden diese Verschlußgebilde des Vorhofsfensters von Muskeln und Haut überzogen. Die *Geruchsorgane* sind stets paarig. Die gefaltete Riechschleimhaut liegt in Nasenhöhlen, die mit der Mundhöhle durch Choanen kommunizieren. Auch ein J a c o b s o n sches Organ kommt den Amphibien zu. Als Sitz des *Tastsinnes* ist die äußere nervenreiche Haut zu betrachten, in welcher Sinnesknospen (Fig. 906, 90), bei *Anuren* Tastflecken vorkommen. Ob die an der Zunge auftretenden Endknospen als Geschmacksorgane zu deuten sind, steht nicht fest.

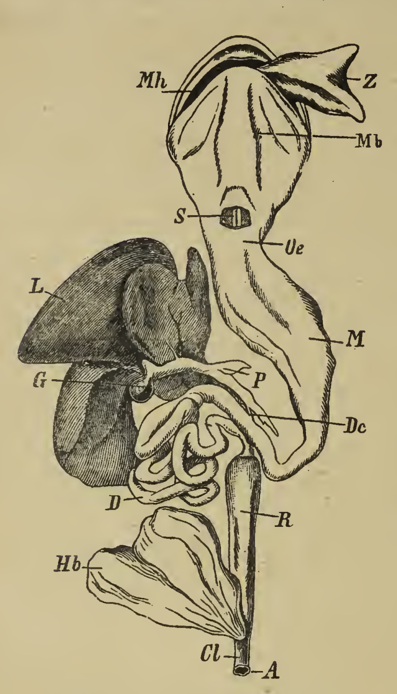


Fig. 911. Der Darmtractus vom Frosch, von der Ventralseite gesehen.

Mh Mundhöhle, *Mb* Mundbodenhaut, *Z* die herausgeschlagene Zunge, *S* Eingang in den Kehlkopf mit der Stimmritze, *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *D* Dünndarm, *P* Pancreas, *L* Leber, *G* Gallenblase, *Dc* gemeinsamer Ausführungsgang von Leber und Pancreas, *R* Enddarm, *Hb* Harnblase, *Cl* Kloake, *A* Kloakenöffnung.

Den Eingang in den *Verdauungskanal* (Fig. 911) bildet eine mit weit gespaltenem Munde beginnende Mundhöhle, deren Kiefer- und Gaumenknochen (Vomer, Palatinum) in der Regel mit spitzen, nach hinten gekrümmten Zähnen bewaffnet sind, welche nicht zum Kauen, sondern zum Festhalten der Beute gebraucht werden. Selten fehlen Zähne, wie bei *Pipa, Bufoniden* und *Dendrobatiden.* Am Boden der Mundhöhle liegt eine drüsenreiche muskulöse Zunge, die entweder polsterförmig ist oder, wie bei den Fröschen, mit ihrem zweilappigen Hinterende nach vorn vorgeklappt werden kann. Zuweilen fehlt die Zunge *(Aglossa).* Am Darm unterscheiden wir einen kurzen Oesophagus, welcher in einen Magen

führt, der sich bei den *Anuren* schärfer absetzt und quer zu stellen beginnt. Der darauffolgende Mitteldarm beschreibt mehrfache Windungen und geht endlich in den blasenförmig erweiterten Enddarm über. Als Anhangsdrüsen des Darmes finden wir das Pancreas und die Leber mit Gallenblase, deren Ausführungsgang jenen des Pancreas aufnimmt.

Von Atmungsorganen finden sich in der Regel zwei Lungensäcke (bei *Gymnophionen* bleibt die linke Lunge rudimentär) mit glatter oder in Falten erhobener Wand (Fig. 134), neben derselben aber noch, sei es nur im Jugendalter oder auch im ausgebildeten Zustande *(Sirenidae, Proteidae),* drei (bei *Anuren*larven bis vier) Paare von Kiemen, welche bald in einem von einer Hautduplikatur bedeckten Raume mit äußerer Spalte eingeschlossen liegen, bald als ästige oder gefiederte Hautanhänge frei hervorragen (Fig. 918). Zwischen den Kiemen finden sich 1—3, bei Larvenformen bis 4 Kiemenspalten vor. Der unpaare, durch Knorpelstäbe gestützte Eingangskanal zu den Lungen ist zuweilen einer Trachea, meist aber mehr einem Kehlkopfe ähnlich, der nur bei den *Anuren* zu einem Stimmorgane ausgebildet ist, welches laute, quakende Töne hervorbringt und häufig im männlichen Geschlechte einen Resonanzapparat in Form einer oder zweier durch Ausstülpung der Rachenschleimhaut gebildeter *Schallblasen* besitzt. Die Atembewegungen werden bei dem Mangel eines erweiterungs- und verengerungsfähigen Thorax durch die Muskulatur des Zungenbeins und die Bauchmuskeln bewirkt. Auch die Haut der Amphibien dient in hervorragendem Maße der Atmung, zuweilen neben ihr die ungemein blutgefäßreiche Mund- und Rachenschleimhaut. Letzteres trifft für jene Fälle zu, in denen Lungen fehlen, wie bei *Desmognathus, Spelerpes* u. a.

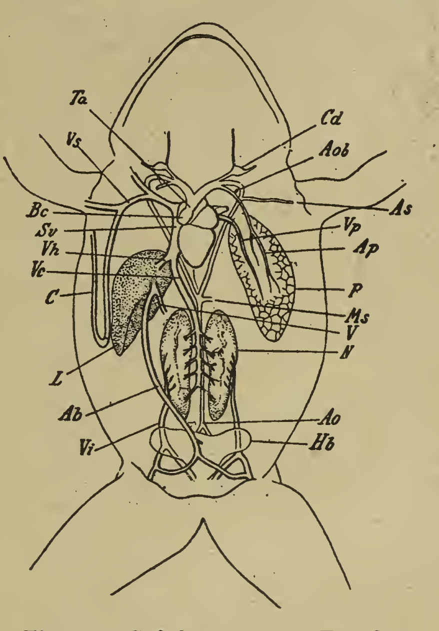


Fig. 912. Gefäßsystem vom Frosch, die Venen stärker konturiert. Die Lunge bloß links, die paarigen Venen bloß rechts dargestellt (Original).

Bc Bulbus cordis, *Ta* Truncus arteriosus, *Cd* Carotidendrüse (Geflecht) an der Wurzel beider Carotiden, *Aob* Aortenbogen, *Ao* Aorta descendens, *As* Arteria subclavia, *Ms* A. intestinalis communis, *Ap* A. pulmonalis mit dem Ursprung der A. cutanea, *P* Lunge, *L* Leber, *N* Niere, *Hb* Harnblase, *Sv* Sinus venosus, *Vc* Vena cava inferior, *Ab* V. abdominalis, *Vi* V. iliaca communis, *V* Vena portae, *Vh* V. hepatica, *C* V. cutanea, *Vs* V. subclavia, *Vp* V. pulmonalis.

In den Kreislaufsorganen besteht ein Anschluß an die Dipnoër. Am Herzen ist der Vorhof unvollkommen oder vollkommen durch ein Septum in einen rechten und linken Vorhof geteilt (Fig. 912), von denen der erstere die Körpervenen, der letztere die Lungenvenen aufnimmt. Dagegen bleibt

die Herzkammer stets einfach, enthält daher gemischtes Blut und führt durch einen Bulbus cordis in den Truncus arteriosus; Bulbus cordis und Truncus arteriosus zeigen gleichfalls im Innern eine mehr oder minder weitgehende Sonderung in einzelne Gefäßbahnen. Bei den zeitlebens durch Kiemen atmenden Amphibien sowie in der ersten Larvenperiode finden sich vier Aortenbogen, die dorsal zur Aorta descendens zusammentreten und von denen die drei vorderen die Kiemengefäße abgeben. Der erste Bogen entsendet die Carotiden, der vierte die Arteria pulmonalis. Bei den *Salamandriden* und *Anuren* treten mit dem Schwunde der Kiemen Reduktionen ein, welche der Gefäßverteilung der höheren Vertebraten entsprechen. Der zweite Aortenbogen wird überall, bei den *Anuren* (Fig. 912) ausschließlich zur Wurzel der Aorta, am ersten und vierten Bogen werden die Carotiden und die Arteria pulmonalis zu den Hauptstämmen, während die ursprünglichen Verbindungen zur Aorta descendens sich zu sog. Ductus Botalli zurückbilden oder vollständig fehlen. Auch der dritte Aortenbogen erleidet eine Reduktion *(Salamandra)* (Fig. 854 *b*) oder fällt vollständig aus. An der Wurzel der Carotiden findet sich die sog. Carotidendrüse, ein Gefäßgeflecht. Die mächtige Arteria cutanea entspringt bei den Anuren von der Arteria pulmonalis aus. Auch im Venensystem (Fig. 855, 912) zeigt sich der Anschluß an die bei Fischen bestehenden Verhältnisse, doch ist überall eine untere Hohlvene vorhanden, während das System der hinteren Kardinalvenen eine Reduktion erfährt. Dazu kommt eine längs der Bauchwand zur Leber verlaufende Vena abdominalis. Alle Venen münden in einen Sinus venosus zusammen. Außer dem Leberpfortaderkreislauf besteht auch ein solcher der Niere. Die Lymphgefäße der Amphibien begleiten die Blutgefäße als Geflechte oder weite lymphatische Bahnen. Nahe von den Einmündungsstellen in die Venen treten Lymphbehälter auf, welche rhythmisch pulsieren und die Bedeutung von Lymphherzen besitzen; so liegen bei den Fröschen zwei Lymphherzen unter der Rückenhaut dorsal vom Querfortsatz des 3. Wirbels und zwei lateral vom Hinterende des Steißbeins; bei den Salamandern und Gymnophionen finden sich zahlreiche Lymphherzen in der Seitenlinie (Fig. 150). Die stets paarige *Thymus* und *Thyreoidea* sowie die *Milz* fehlen in keinem Falle.

Als Harnorgane fungieren die paarigen Urnieren, deren Ausführungsgänge auf warzenförmigen Vorsprüngen an der Hinterwand der Kloake münden; von der Vorderwand der Kloake entspringt die meist zweizipflige Harnblase. An den Harnkanälchen erhalten sich die Nephrostomen (Wimpertrichter). Die Gestalt der Niere ist bei den *Urodelen* und *Gymnophionen* mehr langgestreckt (Fig. 913), bei den *Anuren* gedrungen (Fig. 912).

Die Geschlechter sind getrennt und ein vollkommener Hermaphroditismus scheint nie vorzukommen, obwohl bei den männlichen Kröten, insbesondere bei *Bufo viridis (variabilis)*, neben den Hoden Rudimente des Ovariums (Bidderscher Organ) gefunden wurden.

Die Genitaldrüsen (Fig. 913) sind stets paarig. Im männlichen Geschlecht erscheinen die Hoden langgestreckt oder, wie bei *Anuren,* eiförmig. Überall fungiert beim Männchen der vordere Teil der Urniere (Geschlechtsniere) als Ausleitungsapparat (Nebenhoden). Die aus dem Hoden hervorgehenden Ductuli (Vasa) efferentes treten in einen Längskanal ein, von dem weitere Querkanäle den Samen in die Nierenkanäle und durch diese in den als Harnsamenleiter fungierenden Urnierengang überführen, während vom hinteren Nierenabschnitte (Beckenniere) Ausführungskanälchen austreten, die gemeinsam mit dem Harnsamenleiter in die Kloake münden. Dazu kommen bei den Salamandern Drüsen an der Kloakenwand (Kloakendrüsen).

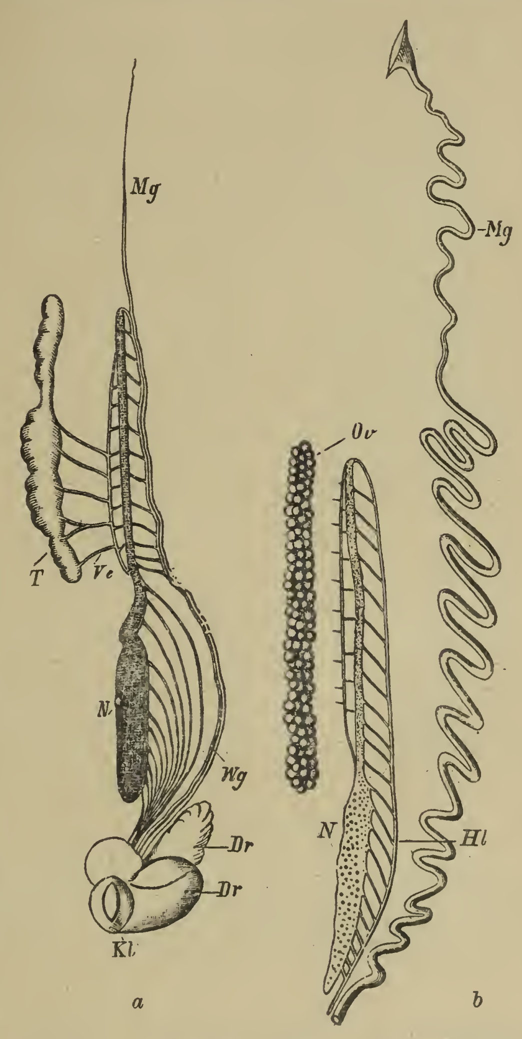


Fig. 913. Linksseitiger Harn- und Geschlechtsapparat von *Salamandra maculosa.*
a des Männchens (mehr schematisch).
T Hoden, *Ve* Ductuli efferentes, *N* Niere mit den austretenden Sammelröhrchen, *Mg* Müllerscher Gang, *Wg* Wolffscher Gang oder Harnsamenleiter, *Kl* Kloake, *Dr* Kloakendrüsen.
b des Weibchens (ohne den Kloakenteil).
Ov Ovarium, *N* Niere, *Hl* der dem Wolffschen Gang entsprechende Harnleiter, *Mg* Ovidukt oder Müllerscher Gang.

Die Ovarien lassen die Eier in die Leibeshöhle fallen; als Ovidukt fungiert der beim männlichen Tiere rudimentäre Müllersche Gang. Er beginnt mit freiem, trichterförmig erweitertem Ostium, nimmt einen geschlängelten Verlauf und mündet, oft unter Bildung einer uterusartigen Erweiterung, neben dem als Harnleiter fungierenden Urnierengang in die Kloake, in deren Wand bei den *Salamandriden* nach v. Siebolds Entdeckung schlauchförmige, zugleich als Samenbehälter fungierende Drüsen liegen.

Männchen und Weibchen unterscheiden sich oft durch Größe und Färbung sowie durch andere, namentlich zur Brunstzeit im Frühjahre und Sommer hervortretende Eigentümlichkeiten (Hautkämme, Brunstschwielen am 2. Finger [die sog. Daumenwarze], an Armen und Brust).

Die Begattung ist meist eine äußere Vereinigung beider Geschlechter *(Anura, Amphiumidae)* und die Befruchtung der Eier erfolgt außerhalb des mütterlichen Körpers. Bei den *Urodelen* findet sonst trotz Mangels äußerer Begattungseinrichtungen die Befruchtung innerhalb der Leitungswege statt, indem nach dem vorausgegangenen Liebesspiel beider Geschlechter das Männchen seine Spermatophoren nach außen abgibt, das Weibchen die Samenmasse letzterer in die Kloake aufnimmt und in die als Receptacula fungierenden Schläuche der Kloakenwand gelangen läßt. In diesem Falle können die Eier im Innern des weiblichen Körpers ihre Entwicklung durchlaufen und lebendige Junge auf einer früheren oder späteren Stufe der Ausbildung geboren werden (Landsalamander). Häufig sorgen die Eltern durch Instinkthandlungen für das weitere Schicksal der Brut, wie z. B. der Fessler (*Alytes*, Fig. 914) und die südamerikanische Wabenkröte. Während sich das Männchen des ersteren die Eierschnur um die Hinterschenkel windet und bis zum Ausschlüpfen der Jungen mit sich herumträgt, streicht das Männchen von *Pipa* die abgelegten Eier auf den Rücken des Weibchens, welcher alsbald um die einzelnen Eier zellenartige Räume bildet, in denen die Embryonalentwicklung durchlaufen wird und die ausschlüpfenden Jungen ihre Metamorphose bestehen. Bei *Rhinoderma darwini* werden die ausschlüpfenden Jungen in dem Kehlsacke des Männchens aufgenommen und bis nach beendeter Metamorphose geborgen. Bei anderen Gattungen, wie *Nototrema,* besitzt das Weibchen einen geräumigen Brutsack unter der Rückenhaut. Von diesen Fällen abgesehen, werden die Eier entweder einzeln vornehmlich an Wasserpflanzen angeklebt (Wassersalamander) oder in Schnüren oder unregelmäßigen Klumpen abgesetzt. Im letzteren Falle sezernieren die Wandungen des Eileiters eine eiweißähnliche Substanz, welche die Eier sowohl einzeln umhüllt als untereinander verbindet und, im Wasser mächtig aufquellend, eine gallertige Beschaffenheit annimmt.



Fig. 914. *Alytes obstetricans*-Männchen mit der Eierschnur. $^1/_1$

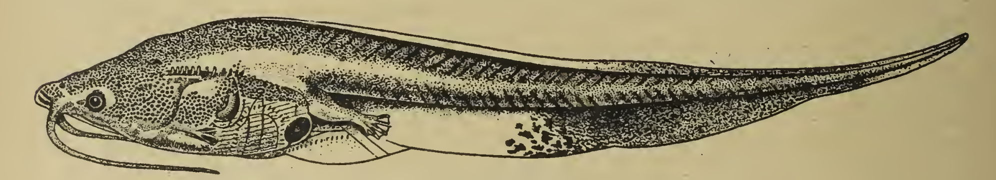


Fig. 915. Larve von *Xenopus laevis* (nach Bles). $^2/_1$

Die verhältnismäßig kleinen Eier durchlaufen nach der Befruchtung eine inaequale Furchung (Fig. 191). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung kommt es nicht — und hierin stimmen die Amphibien mit den Fischen

überein — zur Bildung von Amnion und Allantois, jener für die höheren Wirbeltiere charakteristischen Embryonalorgane, wenngleich in der vorderen, aus der Kloakenwand entstandenen Harnblase eine der Allantois gleichwertige Bildung vorliegt. Auch besitzen die Embryonen keinen äußeren, vom Körper abgeschnürten Dottersack, da der Dotter frühzeitig in den Embryonalkörper eingeschlossen wird. Die Jungen verlassen — mit seltenen Ausnahmen direkter Entwicklung — frühzeitig als Larven die Eihüllen und durchlaufen eine Metamorphose. Die ausgeschlüpfte Larve lebt im Wasser und erinnert durch den seitlich komprimierten Ruderschwanz sowie den Besitz von äußeren Kiemen und vier Kiemenspalten an die Fischform (Fig. 915); sie entbehrt noch beider Extremitätenpaare, von denen bei *Urodelen* zuerst die vorderen mit fortschreitendem Wachstum des Leibes hervortreten. Die ausschlüpfenden Larven von *Molge, Siredon* u. a. Urodelen, ferner von *Xenopus* besitzen unterhalb des Auges einen langen tentakelförmigen, auch als Stützorgan fungierenden Fortsatz (vielleicht homolog dem Tentakel der *Gymnophionen*).

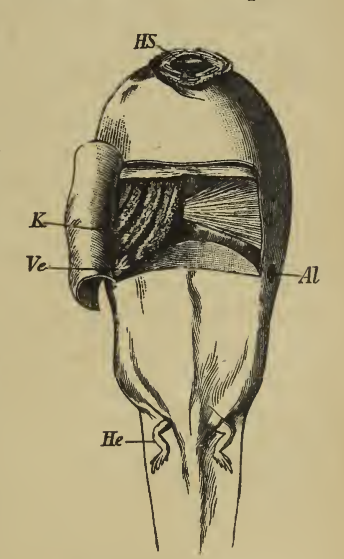


Fig. 916. Larve von *Pelobates fuscus*.
Ventralansicht mit geöffneter Kiemenhöhle. *K* innere Kiemen, *Al* linksseitige Öffnung der Kiemenhöhle, *HS* Hornschnabel, *Ve* vordere, *He* hintere Extremität.

Bei den *Anuren* verlassen die kurzgeschwänzten Embryonen (Fig. 213) als Kaulquappen, noch bevor die Mundöffnung zum Durchbruche gelangt ist, ihre Eihüllen und legen sich mittelst einer hufeisenförmigen, später in zwei rundliche Sauggruben sich umgestaltenden Haftscheibe, die ähnlich auch an der Kehle der Larven von *Molge* auftritt, an die gallertigen Reste des Laiches fest. Die Larven der meisten Arten verlassen die Eihüllen mit mehr oder minder entwickelten Anlagen von drei äußeren, geweihartig sich verästelnden Kiemenpaaren. Später beginnt die selbständige Nahrungsaufnahme. Bald nachher verschwinden die äußeren Kiemenanhänge, während eine für beide Seiten gemeinsame Hautfalte nach Art eines Kiemendeckels die Kiemenspalten überwächst und sich bis auf eine mediane oder linksseitige Öffnung schließt, durch welche das Wasser aus den Kiemenräumen abfließt (Fig. 916). Während dieser Vorgänge haben sich neue Kiemenblättchen in doppelten Reihen an jedem der drei Kiemenbogen und am vierten Kiemenbogen entwickelt. Die Mundöffnung ist von einem Hornschnabel bekleidet, welcher zum Benagen von Pflanzenstoffen, aber auch animalischen Substanzen benutzt wird. Der Darmkanal hat unter Bildung vieler Windungen eine bedeutende Länge gewonnen und Lungen sind in Form von länglichen Säckchen am Schlunde hervorgewachsen. Mit fortschreitender Entwicklung (Fig. 214) brechen an der

Basis des inzwischen stark entwickelten Ruderschwanzes zuerst die hinteren Extremitäten hervor, der Kiemenapparat tritt mit dem Fortschritte der Lungenatmung mehr und mehr zurück und es folgt nicht nur der Verlust der inneren Kiemenblättchen, sondern auch das Hervorbrechen der bereits längst in die Kiemenhöhle vorgewachsenen (Fig. 916), unter der Haut verborgenen Vordergliedmaßen. Nun fällt auch der Hornschnabel ab, das ausschließlich Luft atmende Tier erfährt noch eine Rückbildung des Ruderschwanzes, um seine definitive Gestalt zu erhalten. Bei *Hylodes martinicensis* verläuft die Metamorphose innerhalb der festen Eihaut.

Bei *Proteiden* und *Sireniden* erhält sich ein früherer Entwicklungszustand, indem die Kiemen oder wie bei *Amphiumiden* wenigstens eine Kiemenspalte persistieren; auch bleiben die Extremitäten stummelförmig oder kommen selbst nur im vorderen Paare zur Ausbildung.

In der Regel sind die Amphibien nur während der Larvenperiode an das Wasser gebunden, als Landtiere wählen sie dann im ausgebildeten Zustande feuchte schattige Plätze in der Nähe des Wassers, da eine feuchte Atmosphäre bei der ausgeprägten Hautrespiration allen Bedürfnis erscheint. Die Nahrung besteht fast durchwegs aus Insekten und Würmern, im Larvenleben jedoch bei den *Anuren* vorwiegend aus pflanzlichen Stoffen. Viele können monatelang ohne Nahrung ausdauern und so auch, wie z. B. *Anuren*, im Schlamme vergraben überwintern. Alle Amphibien zeichnen sich durch große Lebenszähigkeit sowie manche durch bedeutendes Regenerationsvermögen aus.

Die ältesten bekannten Amphibien sind die schon im Karbon auftretenden *Stegocephalen*. Den Urodelen und Anuren zugehörige Formen sind erst aus dem Tertiär, von ersteren wenige aus der Kreide bekannt.

1. Ordnung. **Stegocephali, Panzerlurche.**

Fossile, den Schwanzlurchen ähnliche Amphibien mit aus Hautknochen gebildeter Panzerung der Schädeldecke, mit doppeltem Occipitale superius und mit Foramen parietale, häufig mit aus knöchernen Schuppen bestehendem Hautskelet, mit drei zum Brustgürtel gehörigen Kehlbrustplatten, meist mit ansehnlicher erhaltener Chorda und unvollkommenen Wirbeln oder mit amphicoelen Wirbelkörpern.

Die Stegocephalen lebten von der Karbonzeit bis in die Trias und erreichten teilweise eine sehr bedeutende Größe. Im Bau zeigen sie Beziehungen zu ursprünglichen Reptilien.

2. Ordnung. **Gymnophiona (Apoda), Blindwühler, Schleichenlurche.**[1]

Meist kleinbeschuppte Lurche von wurmförmiger Gestalt, ohne Gliedmassen, mit bikonkaven Wirbeln und kurzem Schwanz.

---

[1]) R. Wiedersheim, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879. G. A. Boulenger, Catalogue of Batrachia Gradientia s. Caudata and Batrachia Apoda in the Collection of the British Museum. London 1882. A Synopsis of the Genera and

Der Rumpf der Gymnophionen erscheint wurmförmig verlängert, die Schwanzregion bleibt rudimentär. Die äußere Haut der Blindwühler enthält meist kleine Schüppchen, welche in quere Ringel bildenden Hautfalten gelagert sind (Fig. 917). Das Skelet ist durch die bikonkave Form der Wirbelkörper und die wohlerhaltene Chorda ausgezeichnet. Der massive knöcherne Schädel zeichnet sich durch Reduktionen in der Zahl der Knochen infolge Verschmelzung sowie durch die ähnlich wie bei ursprünglichen Reptilien gedeckte Schläfenregion aus. Kiefer und Gaumenbein tragen kleine, nach hinten gekrümmte Zähne. Schulter- und Beckengerüst nebst Extremitäten fehlen vollständig. An der unteren Seite des kegelförmigen Kopfes liegen die enge Mundspalte, vorne an der Schnauze die beiden Nasenlöcher, in deren Nähe sich jederseits eine Grube bemerkbar macht. Diese sog. falschen Nasenlöcher enthalten einen kleinen vorstoßbaren Tentakel. Die Augen bleiben bei der unterirdischen Lebensweise stets klein und liegen unter der Haut, zuweilen sogar unter den Kopfknochen. Trommelfell und Paukenhöhle fehlen. Die linke Lunge ist rudimentär, ein Teil der Trachea lungenartig ausgebildet (Tracheallunge).

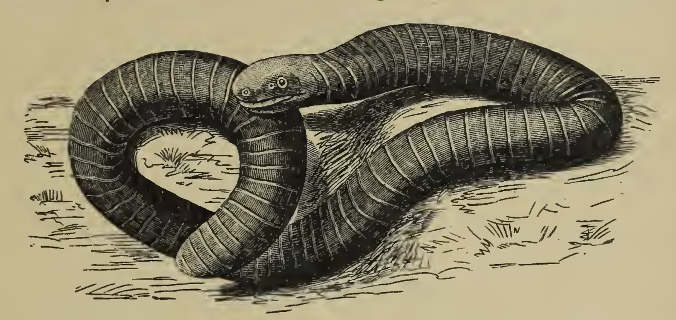


Fig. 917. *Siphonops annulatus* (Original). ca. 1/2

Die Blindwühler leben in den Tropen der alten und neuen Welt im Erdboden, nur *Typhlonectes* im Wasser, und ernähren sich besonders von Würmern und Insektenlarven.

Fam. *Caeciliidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Caecilia gracilis* Shaw (*lumbricoidaea* Daud.), Nördl. Südamerika. *Dermophis mexicanus* D. B., Zentralamerika. *Siphonops annulatus* Mikan, Südamerika (Fig. 917). *Ichthyophis (Epicrium) glutinosus* L., Ostindien, Sundainseln. *Typhlonectes natans* J. G. Fisch. Schuppen fehlen. Lebt im Wasser. Kolumbien.

3. Ordnung. **Urodela (Caudata), Schwanzlurche.**[2])

Nackthäutige langgestreckte Lurche, meist mit vier kurzen Extremitäten und wohlentwickeltem Schwanz, mit oder ohne äußere Kiemen.

Species of Apodal Batrachians. Proc. Zool. Soc. London 1895. P. u. F. Sarasin, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. 2. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle. Wiesbaden 1887—1890. A. Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb. X, XII, XVI. 1897—1902. Fr. Nieden, Gymnophiona. Tierr. 37. 1913. Vgl. überdies die Arbeiten von Joh. Müller, Leydig, Peter, Field, Semon, Fuhrmann u. a.

[2]) Außer Daudin, Boulenger, Leydig, de Lange vgl. Rusconi e Configliachi, Del proteo anguino di Laurenti monografia. Pavia 1818. Rus-

Der nackthäutige Leib endet mit einem langen, meist seitlich kompressen Ruderschwanz und besitzt in der Regel zwei Paare kurzer, weit auseinander gerückter Extremitäten, welche bei der verhältnismäßig schwerfälligen Fortbewegung auf dem festen Boden als Nachschieber wirken (Fig. 918). Nur ausnahmsweise *(Sirenidae)* fehlen die Hinterbeine vollkommen, während die vorderen Extremitäten kurze Stummel bleiben.

Einige *(Proteidae, Sirenidae)* besitzen zeitlebens neben den Lungen jederseits 2—3 Kiemenspalten und drei äußere verzweigte Kiemen *(Perennibranchiata)*. Andere *(Amphiumidae)* verlieren im Laufe ihrer Entwicklung die Kiemen, behalten aber meist zeitlebens eine Kiemenspalte an jeder Seite des Halses *(Derotremata)*; die *Salamandridae* verlieren auch diese letzte vollständig und erweisen sich überhaupt hinsichtlich der gesamten Organisation als die höchsten Glieder der Ordnung. Bei den ersteren sind die Wirbelkörper bikonkav und umschließen wohlerhaltene Chordareste, dagegen besitzen die meisten Salamandriden opisthocoele Wirbel.

Die kleinen, zuweilen rudimentären Augen entbehren mit Ausnahme der *Salamandriden* gesonderter Lider. Überall fehlen am Gehörorgan Trommelfell und Paukenhöhle. Die Nasenöffnungen liegen an der Spitze der vorspringenden Schnauze und führen in wenig entwickelte Nasenhöhlen, welche das Gaumengewölbe meist unmittelbar hinter den Kiefern durchbrechen. Die Bewaffnung der Mundhöhle wird von kleinen spitzen Hakenzähnen gebildet, welche sich in Unterkiefer, Oberkiefer und oft auch am Gaumenbeine oder Flügelbeine erheben. Die meist polsterförmige Zunge sitzt fast mit ihrer ganzen unteren Fläche am Boden der Mundhöhle fest. Merkwürdig erscheint das Verhalten des *Axolotls*, welcher schon von Cuvier, Baird u. a. für die Larve eines Salamandriden erklärt wurde. Nach den zuerst im Pariser Pflanzengarten von Duméril angestellten Beobachtungen verlieren die aus den Eiern des Axolotls gezogenen Exemplare unter geeigneten Verhältnissen die Kiemenbüschel und bilden sich zu einer mit der Salamandridengattung *Amblystoma* übereinstimmenden Form aus, während die ursprünglich aus Mexiko eingeführten Exemplare als Geschlechtstiere die Larvenform bewahren. Übrigens sind auch gelegent-

coni, Amours des Salamandres aquatiques. Milano 1821. A. Duméril, Observations sur la reproduction dans la ménagerie des Reptiles du muséum d'hist. nat. Des Axolotls etc. Nouv. Arch. Musée d'hist. nat. Paris 1866. J. Hyrtl, Cryptobranchus japonicus. Vindobonae 1865. A. Strauch, Revision der Salamandridengattungen. Mém. Acad. St. Pétersbourg 1870. R. Wiedersheim, Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Genua 1875. J. de Bedriaga, Die Lurchfauna Europas. II. Urodela. Schwanzlurche. Moskau 1897. G. Osawa, Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mittheil. med. Fac. Univ. Tokyo 1902. Beiträge zur Lehre von den Eingeweideorganen des japanischen Riesensalamanders. Ebenda. 1908. C. Ishikawa, Über den Riesen-Salamander Japans. Mittheil. Deutsch. Ges. Naturk. Ostas. Tokyo XI. 1908.

lich *Molge*arten mit vollkommen entwickelten Kiemenbüscheln geschlechtsreif befunden worden.

Fam. *Sirenidae*. Mit persistierenden Kiemen, ohne Oberkiefer, mit Hornschnabel. Zwischen- und Unterkiefer zahnlos. Körper aalartig, Vorderbeine kurz, mit 3 oder 4 Zehen, Hinterbeine fehlen. *Siren lacertina* L., Armmolch, mit 3 Kiemenspalten jederseits. Süd-Carolina, Texas. *Pseudobranchus striatus* Lec. Mit 1 Kiemenspalte. Nordam.

Fam. *Proteidae*. Mit persistierenden Kiemen, ohne Oberkiefer. Zwischen- und Unterkiefer bezahnt. Mit 2 Kiemenspalten jederseits. *Necturus maculatus* Raf. (*Menobranchus lateralis* Harl.). In größeren Gewässern Nordamerikas (Fig. 918). *Proteus anguinus* Laur., Grottenolm. Augen klein, unter der Haut verborgen. Körper langgestreckt. Gliedmaßen kurz, vordere 3-, hintere 2 zehig. In unterirdischen Gewässern. Krain, Istrien, Dalmatien, Herzegowina. Ist lebendig gebärend (gebiert 2 Junge), fakultativ aber eierlegend.

Fam. *Amphiumidae*. Ohne Kiemen im erwachsenen Zustande, meist mit einem Kiemenloch. Oberkiefer vorhanden und wie der Unterkiefer bezahnt. *Megalobatrachus maximus* Schleg. (*Cryptobranchus japonicus* Hoev.). Riesensalamander. Ohne Kiemenspalte. Größte lebende Amphibienform, über 1 Meter lang. In Gebirgsbächen, China, Japan. *Cryptobranchus (Menopoma) alleghaniensis* Daud. Mit einer Kiemenspalte



Fig. 918. *Necturus maculatus (Menobranchus lateralis)* (aus règne animal). $^1/_8$

jederseits oder nur links. Nordamerika. *Amphiuma means* Gard. (*tridactyla* Cuv.). Von aalförmiger Gestalt, mit 4 sehr kurzen 2- oder 3 zehigen Extremitäten, mit einer Kiemenspalte jederseits. Mississippi und Louisiana.

Fam. *Salamandridae*. Ohne Kiemen im erwachsenen Zustande, Oberkiefer vorhanden und bezahnt wie der Unterkiefer. Mit Augenlidern. *Desmognathus fuscus* Raf. Nordamerika. *Spelerpes fuscus* Bp. Zunge pilzförmig, vorschnellbar. Italien. *Typhlomolge rathbuni* Stejn. Augen punktförmig, Gliedmaßen lang. Mit drei äußeren Kiemen. Wahrscheinlich der geschlechtsreife Larvenzustand eines Spelerpes. In Brunnen, Texas. *Plethodon glutinosus* Green. Nordamerika. *Batrachoseps attenuatus* Eschz. Nordamerika. Alle lungenlos. *Amblystoma tigrinum* Green (*mexicanum* Cope). Nordamerika, Mexiko. Wird im Larvenzustande geschlechtsreif (*Siredon pisciformis* Shaw) und pflanzt sich in der Siredonform (Axolotl) durch viele Generationen fort; die Verwandlung tritt nur unter besonderen Umständen ein. *Onychodactylus japonicus* Houtt. Mit Krallen an Fingern und Zehen. Japan. *Salamandra maculosa* Laur., gefleckter Erdsalamander. In Gebirgswäldern. Europa, N. W.-Afrika, Westasien. *S. atra* Laur. Alpensalamander. Gebiert nur zwei Junge, die ihre Metamorphose im Uterus durchlaufen. In den Alpen, Karst, Herzegowina. *Molge (Triton) cristata* Laur., Kammolch. Männchen zur Paarungszeit mit gezacktem Hautsaum auf dem Rücken. Europa, Westasien. *M. marmorata* Latr., Marmormolch. Frankreich, Pyrenäenhalbinsel. *M. blasii* de l'Isle, Bastard zwischen den beiden vorgenannten Arten. Nördl. Frankreich. *M. alpestris* Laur., Alpenmolch. Europa. *M. vulgaris* L. (*taeniata* Schneid.). Europa, Westasien. *M. montandoni* Blngr. Nördl. Österreich, Karpathen. *M. (Pleurodeles) waltli* Michah. Pyrenäenhalbinsel, Marokko. *Salamandrina perspicillata* Savi. Lunge ganz rudimentär. Italien.

4. Ordnung. **Anura (Ecaudata), Frösche, schwanzlose Lurche.**[1])

Nackthäutige Lurche von gedrungener Körperform, ohne Schwanz, mit meist procoelen Wirbeln, verlängerten, oft zum Springen tauglichen Hinterbeinen sowie meist mit Paukenhöhle und Trommelfell.

Der Körper ist kurz, gedrungen und schwanzlos. Am Kopfe sind bemerkenswert die weite Mundspalte sowie die großen Augen mit meist goldglänzender Iris, mit oberem Augenlide und mit durchsichtiger Nickhaut, die vollständig über den Bulbus gezogen werden kann. Die Nasenlöcher liegen weit vorne an der Schnauzenspitze und sind durch häutige Klappen verschließbar. Das Gehörorgan besitzt meist eine Paukenhöhle, welche mittels kurzer Eustachischer Tube mit der Rachenhöhle kommuniziert und an der äußeren Fläche von einem umfangreichen, bald freiliegenden, bald unter der Haut verborgenen Trommelfell geschlossen wird. Nur wenige Batrachier sind zahnlos *(Pipa, Bufo)*, in der Regel finden sich kleine Hakenzähne in einfacher Reihe wenigstens am Vomer, bei den Fröschen und *Pelobatiden* auch am Oberkiefer und Zwischenkiefer. Die Zunge wird nur in einer kleinen Gruppe exotischer Formen vermißt, gewöhnlich ist dieselbe zwischen den Ästen des Unterkiefers in der Art befestigt, daß ihr hinterer Abschnitt frei bleibt und als Fangapparat aus dem weiten Rachen hervorgeklappt werden kann (Fig. 911).

Am Skelet fehlen in der Regel Rippen, dagegen erlangen die Querfortsätze der Rumpfwirbel eine bedeutende Länge (Fig. 908). Schultergerüst und Beckengürtel sind überall vorhanden, ersteres durch die Verbindung mit dem Brustbein, letzterer durch die stielförmige Verlängerung der Hüftbeine ausgezeichnet. Die hinteren Gliedmaßen sind kräftiger und länger als die vorderen, an ersteren finden sich fünf Zehen, an letzteren nur vier Finger, indem der Daumen fehlt. Das Zungenbein erfährt eine wesentliche Vereinfachung seiner Teile, indem sich die Kiemenbögen jederseits bis auf ein einziges hinteres Horn des von großen Vorderhörnern getragenen Zungenbeinkörpers reduzieren (Fig. 910).

In der meist nackten, bei einzelnen Formen *(Ceratophrys)* teilweise beschilderten Haut häufen sich an manchen Stellen, besonders in der Ohrgegend, Drüsen mit milchigem scharfen Sekrete an und bilden dort mächtig vortretende Drüsenwülste (Parotoiden). Auch kommen Drüsen-

---

[1]) Rösel von Rosenhof, Historia naturalis ranarum nostratium. Nürnberg 1758. F. M. Daudin, Histoire naturelle des Rainettes, des Grenouilles et des Crapauds. Paris 1802. Rusconi, Développement de la grenouille commune. Milano 1826. A. Ecker und Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882. 2. Aufl. v. E. Gaupp, 1896—1904. Fr. Leydig, Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1873. G. A. Boulenger, Catalogue of Batrachia Salientia in the Collection of the British Museum. London 1882. The Tailless Batrachians of Europe. London 1897—1898. J. de Bedriaga, Die Lurchfauna Europas. I. Anura, Froschlurche. Moskau 1891.

anhäufungen an den Unterschenkeln *(Bufo calamita)* und an den Seiten des Körpers vor.

Die Fortpflanzung fällt in die Zeit des Frühjahres. Die Begattung bleibt eine äußere Vereinigung beider Geschlechter und geschieht fast durchgehends im Wasser. Das Männchen, zuweilen durch Brunstschwielen wie die dem 2. Finger angehörige sog. Daumenwarze *(Rana)* oder die Drüse am Oberarm *(Pelobates)* oder auch der Brust ausgezeichnet, umfaßt das Weibchen vom Rücken aus mit den Vorderbeinen und ergießt die Samenflüssigkeit über den in Schnüren oder klumpenweise austretenden Laich.

Die Batrachier sind zum Teile (Kröten und Laubfrösche) echte Landtiere, die besonders dunkle und feuchte Schlupfwinkel lieben, zum Teile in gleichem Maße auf Wasser und Land angewiesen. Erstere suchen das Wasser meist nur zur Laichzeit auf, kriechen, laufen und hüpfen auf dem Lande oder graben sich Gänge und Höhlungen in der Erde *(Pelobates, Alytes)*, oder sie sind durch Haftscheiben an den Spitzen der Zehen zum Klettern befähigt *(Dendrobates, Hyla)*.



Fig. 919. *Xenopus laevis (Dactylethra capensis).* $^3/_5$

1. Unterordnung. *Aglossa.* Zunge fehlt. Eustachische Tuben in ein einziges Ostium am Pharynx vereinigt. Wirbel opisthocoel, meist der Zahl nach reduziert. Larven mit zwei Kiemenlöchern. Vollkommen aquatisch.

Fam. *Pipidae.* Zähne fehlen. Finger in vier Fortsätze endigend. *Pipa americana* Laur. (*dorsigera* Schneid.), Wabenkröte. Weibchen trägt die Eier und Larven in zelligen Wucherungen der Rückenfläche. Surinam, Brasilien.

Fam. *Xenopodidae.* Mit Zähnen im Oberkiefer. Haut mit Schleimkanälen. Die drei Innenzehen mit hornigen Krallen. Mit kurzem Tentakel unter dem Auge. Larven mit provisorischem langen Tentakel jederseits (Fig. 915). *Xenopus laevis* Daud. *(Dactylethra capensis* Cuv.), Krallenfrosch. West- und Südafrika (Fig. 919). Hier schließt sich an *Hymenochirus boettgeri* Torn. Mit Schwimmhäuten zwischen den Fingern, ohne Schleimkanäle, zahnlos, mit nur 4 präsakralen Wirbeln. Trop. Afrika.

2. Unterordnung. *Phaneroglossa.* Zunge vorhanden. Eustachische Tuben getrennt am Pharynx einmündend. Larven mit nur einem Kiemenloch.

1. Sektion. *Arcifera.* Coracoide und Procoracoide durch einen bogenförmigen Knorpel (Epicoracoid) verbunden, der der einen Seite den der anderen überlagernd.

Fam. *Discoglossidae.* Oberkiefer bezahnt. Querfortsätze der vordersten Wirbel mit kurzen Rippen. Wirbel opisthocoel. Kiemenloch der Larven median. *Discoglossus pictus* Otth. Südwesteuropa, Nordwestafrika. *Bombinator pachypus* Bp., Bergunke. Im Gebirge. West- und Südosteuropa. *B. igneus* Laur., Tieflandkunde. Männchen mit inneren Schallblasen. Im Tieflande, Osteuropa. *Alytes obstetricans* Wagl., Geburts-

helferkröte. Westeuropa (Fig. 914). *Ascaphus truei* Stejn. Schwanz persistierend. Nordamerika.

Fam. *Pelobatidae.* Oberkiefer bezahnt. Wirbel procoel oder opisthocoel. Querfortsätze des Sakralwirbels verbreitert. Pupille vertikal elliptisch. *Pelobates fuscus* Laur., Knoblauchkröte. Mittel- und Osteuropa. *Pelodytes punctatus* Daud. Frankreich, Pyrenäenhalbinsel.

Fam. *Hylidae.* Oberkiefer bezahnt. Querfortsätze des Sakralwirbels verbreitert. Endphalangen krallenartig. Finger und Zehen meist mit Haftscheiben. *Hyla arborea* L., Laubfrosch. Europa, Nordwestafrika, Asien. *Nototrema (Notodelphys) marsupiatum* D. B. Weibchen mit Bruttasche auf dem Rücken. Ecuador.

Fam. *Bufonidae.* Oberkiefer unbezahnt. Sakraldiapophysen verbreitert. *Bufo vulgaris* Laur., Erdkröte. Europa, Nordwestafrika, Asien. *B. viridis* Laur. *(variabilis* Pall.), Wechselkröte. Europa, Nordafrika, Westasien. *B. calamita* Laur., Kreuzkröte. Westeuropa. *Pseudophryne vivipara* Torn. Lebendig gebärend. Ostafrika.

Fam. *Leptodactylidae.* Oberkieferzähne vorhanden. Querfortsätze des Sakralwirbels zylindrisch oder schwach verbreitert. *Pseudis paradoxa* L. Larve sehr groß, so groß wie das erwachsene Tier. Guiana. *Hylodes martinicensis* D. B. Antillen. *Ceratophrys cornuta* L., Hornfrosch. Mit Rückenschildern. Surinam, Brasilien. *Leptodactylus ocellatus* L. Südamerika. *Liopelma hochstetteri* Fitz. Einziger Batrachier Neuseelands.

2. Sektion. *Firmisternia.* Coracoide fest miteinander durch einen unpaaren medianen Epicoracoidknorpel verbunden. Procoracoide ruhen, wenn vorhanden, mit dem distalen Ende auf dem Coracoideum auf oder sind mit demselben nur durch das Epicoracoid verbunden.

Fam. *Engystomatidae.* Oberkieferzähne fehlen. Querfortsätze des Sakralwirbels verbreitert. *Rhinoderma darwini* D. B. Das Männchen trägt in der mächtig entwickelten, unter die Bauchhaut sich erstreckenden Schallblase (Kehlsack) die Eier bis zur Entwicklung der Jungen. Chile. *Engystoma ovale* Schneid. Südamerika. *Callula pulchra* Gray, indischer Ochsenfrosch. Ostindien.

Fam. *Ranidae.* Mit Oberkieferzähnen und nicht verbreiterten Sakraldiapophysen. *Rana esculenta* L., Wasserfrosch. Männchen mit äußeren paarigen Schallblasen. Laicht nicht vor Ende Mai. Mittel- und Nordeuropa. *R. ridibunda* Pall., Seefrosch. Mittel- und Südosteuropa, Nordafrika, Westasien. *R. temporaria* L., Grasfrosch. Männchen mit inneren Schallblasen. Unterseite gelb und rotbraun marmoriert, Schnauze stumpf. Laicht schon im März. Meist in feuchten Bergwäldern. Europa, Nordasien. *R. arvalis* Nilss., Moorfrosch. Kleiner als voriger, mit spitziger Schnauze und weißem Bauch. Männchen zur Paarungszeit oberseits wie mit himmelblauem Reif überzogen. Deutschland, Österreich bis Nordasien. *R. agilis* Thomas, Springfrosch. Langschnauzig und langbeinig. Mit weißem Bauche. Männchen ohne Schallblasen. Mittl. und südl. Europa, Kleinasien. *R. catesbyana* Shaw (*mugiens* aut.), Ochsenfrosch. Nordamerika. *Rhacophorus reinwardti* Wagl., Flugfrosch. Sundainseln. *Dendrobates tinctorius* Schneid. Ohne Zähne. Trop. Amerika.

IV. Klasse. **Reptilia, Kriechtiere.**[1]

Wechselwarme beschuppte oder bepanzerte Wirbeltiere mit als Füße entwickelten Gliedmaßen, mit ausschließlicher Lungenatmung und zwei

---

[1]) Außer J. G. Schneider vgl. Duméril et Bibron, Erpétologie générale etc. Paris 1834—1854. C. K. Hoffmann, Reptilien. Bronn's Klassen u. Ordn. d. Thierr. 1890. E. D. Cope, The Crocodilians, Lizards and Snakes of North America.

Vorkammern sowie doppelten, aber meist unvollkommen gesonderten Kammern des Herzens, Embryonen mit Amnion und Allantois.

Rücksichtlich der Körperform wiederholen sich im allgemeinen die bei den Amphibien auftretenden Typen. Auch bei Reptilien hat der Rumpf noch vorwiegende Bedeutung für die Lokomotion. Der Leib erscheint mit Ausnahme der gedrungen gebauten Schildkröten langgestreckt und mehr

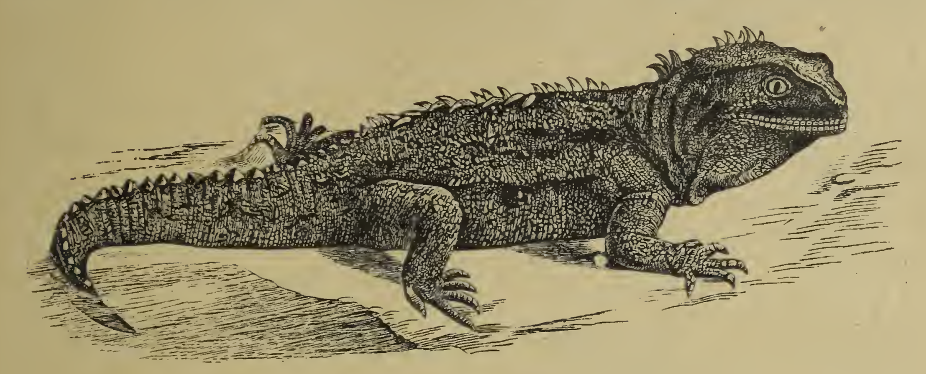


Fig. 920. *Sphenodon punctatum* (nach Gadow). ca. 1/4

oder weniger zylindrisch; er ist mit vier oder zwei Extremitäten versehen, welche in der Regel nur als Stützen und Nachschieber des wie bei den Schlangen bei vielen Eidechsen mit der Bauchfläche auf dem Boden dahingleitenden Körpers wirken, oder ist ganz fußlos, wie bei den Schlangen

Rep. U. S. Nat. Mus. Washington. 1900. H. Gadow, Amphibia and Reptiles. London 1901. M. Braun, Das Urogenitalystem der einheimischen Reptilien. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg IV. 1877. F. Hochstetter, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien. Morph. Jahrb. XIX. 1892. A. Goette, Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII. 1896. W. B. Spencer, On the Presence and Structure of the Pineal Eye in Lacertilia. Quart. Journ. micr. sc. XXVII. 1886. A. Milani, Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zool. Jahrb. VII, X. 1894, 1897. J. Versluys, Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Reptilien I—III, Zool. Jahrb. VI, IX. 1893, 1895. K. Mitsukuri, On the Fate of the Blastopore, the Relations of the Primitive Streak and the Formation of the Posterior End of the Embryo in Chelonia etc. Journ. Coll. of Sc. Univ. Tokio 1896. A. Greil, Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. XXXI. 1903. Fr. Tölg, Beiträge zur Kenntnis drüsenartiger Epidermoidalorgane der Eidechsen. Arb. zool. Inst. Wien. XV. 1904. M. Nowikoff, Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und die Bedeutung des Parietalauges von Sauriern. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCVI. 1910. N. L. Isebree Moens, Die Peritonealkanäle der Schildkröten und Krokodile. Morph. Jahrb. XLIV. 1911. F. Werner, Beiträge zur Anatomie einiger seltener Reptilien etc. Arb. zool. Inst. Wien. XIX. 1912. Lurche und Kriechtiere. Brehms Tierleben. 4. Aufl. IV., V. 1912—1913. E. Schreiber, Herpetologia europaea. 2. Aufl. Jena 1912. Vgl. ferner die Schriften von C. E. v. Baer, Panizza, Rathke, Gegenbaur, Leydig, Stannius, van Bemmelen, Mehnert, Strahl, Gaupp, Siebenrock, Haller, W. K. Parker, Sabatier, Fürbringer, Annandale, Dustin, W. J. Schmidt u. a.

und schlangenartigen Eidechsen, und dann wurmförmig verlängert. Den Amphibien gegenüber ist die Halsregion länger und auch Brust- und Lendengegend schärfer abgegrenzt (Fig. 920).

Die Körperhaut besitzt im Gegensatze zu der vorherrschend nackten und weichen Haut der Amphibien eine derbe, feste Beschaffenheit, zunächst infolge von Verhornung der Epidermis, welche zur Bildung von Hornschuppen führt. In Verbindung mit solchen finden sich zuweilen Ossifikationen der Cutis *(Scincoiden, Anguiden, Gerrhosauriden,* einige *Gekkoniden)*; diese können auch zu größeren Knochentafeln werden, welche zur Entstehung eines harten, mehr oder minder zusammenhängenden Hautpanzers Veranlassung geben *(Krokodile, Schildkröten).* Allgemein treten in der Lederhaut sowie in den tiefen Schichten der Epidermis Pigmente auf, welche die mannigfaltige Färbung der Haut bedingen, seltener einen wahren Farbenwechsel *(Calotes, Anolis, Chamaeleon),* veranlassen. Zahlreiche Eidechsen besitzen Reihen drüsenartiger Epidermoidalgebilde an der Innenseite des Oberschenkels und in der Nähe des Afters, welche sich mit großen Poren zuweilen auf warzigen Erhebungen öffnen (Schenkelporen, Analporen) (Fig. 931). Bei den Krokodilen münden größere Drüsen (Moschusdrüsen) an den Anallippen und ventral zu den Seiten der Unterkieferäste.

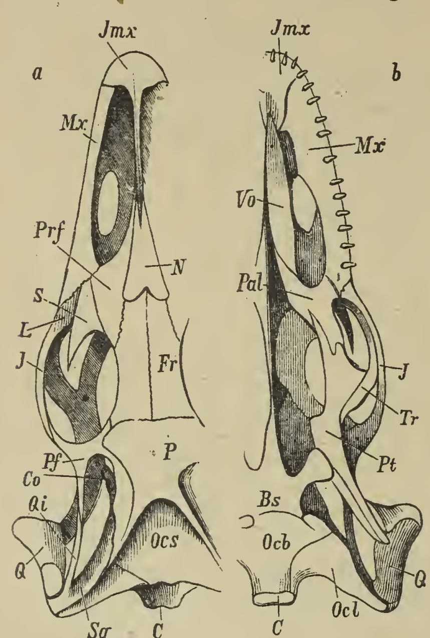


Fig. 921. Schädel von *Varanus* (nach Gegenbaur).

a Von oben, *b* von unten. *C* Condylus occipitalis, *Ocs* Supraoccipitale, *Ocl* Occipitale laterale, *Ocb* Basioccipitale, *P* Parietale mit Parietalloch, *Fr* Frontale, *Pf* Postfrontale, *Prf* Praefrontale, *L* Lacrimale, *S* Supraorbitale (Supraciliare Cuvier), *N* Nasale, *Sq* Squamosum, *Q* Quadratum, *Qi* Quadratojugale, *J* Jugale, *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *Co* Epipterygoideum, (Columella), *Bs* Sphenoidale basale, *Pt* Pterygoideum, *Pal* Palatinum, *Vo* Vomer, *Tr* Transversum.

Das Skelet zeigt nur ausnahmsweise noch die embryonale Form einer knorpeligen Schädelbasis und persistierende Chordareste. An der Wirbelsäule (Fig. 845) treten die Regionen bestimmter als bei den Amphibien hervor, wenn auch Brust und Lendengegend häufig noch keine scharfe Abgrenzung gestatten. Am Halse wird der erste Wirbel zum Atlas, der zweite zum Epistropheus. Während *Sphenodon* und die *Geckoniden* bikonkave Wirbel, bei letzteren mit intervertebral erhaltener Chorda, besitzen, sind die stets knöchernen Wirbelkörper der übrigen Reptilien in der Regel procoel. Rippen (obere) sind allgemein und oft über die ganze Länge des Rumpfes verbreitet. Bei den Schlangen und schlangenähnlichen Echsen, welchen ein Brustbein fehlt, sind

Rippen an allen Wirbeln des Rumpfes mit Ausnahme des ersten Halswirbels (Atlas) vorhanden und zum Ersatze der fehlenden Extremitäten zu überaus freien Bewegungen befähigt. Auch bei den Eidechsen und Krokodilen kommen kurze Halsrippen vor. Die Rippen der Brust legen sich hier mittelst besonderer *Sternocostal*stücke an ein *Sternum* an, dem ein langgestrecktes sog. *Episternum* aufliegt. Ein Sternum fehlt den Schlangen und manchen schlangenähnlichen Echsen sowie den Schildkröten.

Hinter dem Sternum folgt bei den Krokodilen und *Sphenodon* ein *Sternum abdominale (Parasternum)*, das über den Bauch bis in die Beckengegend sich erstreckt und aus einer Anzahl von Knochenspangen, sog. Bauchrippen, zusammengesetzt ist. Die in der Regel in zweifacher Zahl vorhandenen Kreuzbeinwirbel besitzen sehr umfangreiche Querfortsätze und Rippenstücke.

Der Schädel (Fig. 921) artikuliert im Gegensatz zu den Amphibien mittelst unpaaren, oft dreiteiligen Condylus des Hinterhauptbeines auf dem Atlas und zeigt eine vollständige Verknöcherung fast aller seiner Teile, wobei das Primordialcranium meist beinahe vollständig verdrängt wird. Am Hinterhaupte treten sämtliche vier Elemente als Knochen auf; doch kann sowohl das *Basioccipitale* (Schildkröten), als das *Supraoccipitale* (Krokodile, Schlangen) von der Begrenzung des Hinterhauptloches (Foramen magnum) ausgeschlossen sein. An der Ohrkapsel tritt zur *Fenestra vestibuli* mit der Columella noch die *Fenestra cochleae (rotunda)* hinzu. An der Begrenzung der Fenestra vestibuli beteiligt sich das meist mit dem *Occipitale laterale* verschmelzende *Opisthoticum* (bei den Schildkröten gesondert). Dagegen liegt bei allen Reptilien ein gesondertes *Prooticum* vor den Seitenteilen des Hinterhauptes. Verschieden verhält sich die vordere Ausdehnung der Schädelkapsel und die Ausbildung des sphenoidalen Abschnittes. An der Schädelbasis tritt an Stelle des Parasphenoideum ein *Sphenoidale basale (Basisphenoideum)* auf; doch ist bei einigen Schildkröten (*Dermochelys, Chelydra* u. a.) ein *Parasphenoideum* vorhanden, das mit dem Basisphenoideum verwachsen ist und vielleicht allen Schildkröten zukommt. *Alisphenoidea* und *Orbitosphenoidea* fehlen in der Regel und sind oft durch Fortsätze des Stirn- und Scheitelbeins (Schlangen) oder Scheitelbeins (Schildkröten) ersetzt. Im letzteren Falle und bei den Eidechsen besteht ein umfangreiches, häutiges Interorbitalseptum, welches auch Ossifikationen enthalten kann. Die Schädeldachknochen *(Frontalia, Parietalia)* sind immer sehr umfangreich, bald paarig, bald unpaar. Häufig nimmt das *Frontale* nicht mehr an der Überdachung der Schädelhöhle teil und liegt nur dem Septum interorbitale auf. Der hinteren Seitenwand des Frontale schließen sich in der Schläfengegend *Postfrontalia* an. In der Ethmoidalregion bleibt die mittlere Partie teilweise knorpelig und wird dorsalwärts von paarigen *Nasalia*, an der Basis von dem bei Schlangen und Eidechsen paarigen *Vomer* bedeckt. Stets sind von dem Mittelabschnitte die *Ethmoïdalia lateralia (Praefrontalia)* getrennt. An der Außenseite der letzteren treten,

den Vorderrand der Orbita begrenzend, bei Eidechsen und Krokodilen Tränenbeine *(Lacrimalia)* auf.

Das *Squamosum* (bei Schlangen durch das *Supratemporale* vertreten) ist direkt dem Schädel aufgelagert und das *Quadratum* als starker Knochen ausgebildet, an dem in allen Fällen der Unterkiefer eingelenkt ist. Die Verbindung des Quadratums und des Kiefer-Gaumenapparates mit dem Schädel ist bei *Sphenodon*, Schildkröten und Krokodilen eine feste, bei den Schlangen und Echsen mehr oder minder frei beweglich (Streptostylie). Im ersteren Falle sind nicht nur die großen Flügel- und Gaumenbeine mit dem Keilbein durch Nähte verbunden, sondern es ist auch der Zusammenhang des Quadratbeins mit dem Oberkieferbogen durch das *Jugale* und *Quadratojugale* ein sehr fester. Bei Schlangen, Eidechsen und Krokodilen findet sich eine Querbrücke (*Os transversum*, auch als *Ectopterygoideum* aufgefaßt) zwischen Flügelbein und Oberkiefer, bei *Sphenodon*, den Eidechsen und Krokodilen ein oberer Schläfenbogen, durch welchen jederseits das Squamosum mit dem hinteren Stirnbein verbunden wird. Bei den Eidechsen, deren Oberkiefer-Gaumenapparat und Quadratbein am Schädel mittelst Gelenkeinrichtungen verschiebbar sind, reduziert sich der Jochbogen, dagegen tritt meist ein stabförmiger Pfeiler *(Epipterygoideum, Columella cranii)* zwischen Flügelbein und Scheitelbein hinzu. Am vollständigsten ist die Verschiebbarkeit der Gesichtsknochen bei den Schlangen, welche des Jochbogens ganz entbehren. Auch gestatten hier die beiden Äste des Unterkiefers, welcher sich wie bei allen Reptilien und niederen Wirbeltieren aus mehreren Stücken zusammensetzt, durch ein dehnbares Band am Kinnwinkel verbunden, eine bedeutende Verschiebung nach den Seiten.

Das Visceralskelet ist zum Zungenbein reduziert, von dessen vorderem Bogen das oberste Element *(Hyomandibulare)* als Columella zum Gehörapparat tritt. Am meisten ist das Zungenbein der Schlangen rückgebildet, an welchem nur ein Bogen zurückbleibt. Die Lacertilier besitzen ein schmales Zungenbein mit zwei Paaren von Hörnern. Breit ist der Zungenbeinkörper der Krokodile und Schildkröten; jene besitzen nur hintere, die Schildkröten dagegen drei Paare teilweise gegliederter Hörner.

Im vorderen Extremitätengürtel finden sich stets *Scapula* und *Coracoideum*, zumeist auch eine *Clavicula:* ein wohlentwickeltes *Procoracoideum* kommt bloß den Schildkröten zu. Die Extremitäten sind meist fünfzehig (Fig. 847 *b*). Selten sind die Zehen durch Schwimmhäute verbunden *(Krokodile)* oder die Extremitäten zu platten Ruderflossen umgebildet (fossile *Ichthyosaurier* und Seeschildkröten). In manchen Fällen (Blindschleichen) können sowohl Vorder- als Hinterbeine vollkommen fehlen. Bei den Schlangen tritt in der Regel der Verlust der Extremitätengürtel hinzu; doch erhalten sich bei *Opoterodonten* Beckenrudimente, bei den *Boiden* und *Ilysiiden* auch Rudimente von Hinterbeinen, welche bis auf die bei *Boiden* häufig zu Seiten des Afters hervorstehende Kralle unter der Haut versteckt bleiben.

Das Nervensystem (Fig. 922) erhebt sich weit über das der Amphibièn. Am Gehirn treten die Hemisphären durch ihre ansehnliche Größe bedeutend hervor und beginnen das Mittelhirn zu bedecken. Das Cerebellum zeigt eine verschiedene, von den Lacertiliern zu den Krokodilen fortschreitende Entwicklung und erinnert bei letzteren durch den Gegensatz eines größeren mittleren Abschnittes und kleiner seitlicher Anschwellungen an das Kleinhirn der Vögel. Von den Gehirnnerven fällt der *N. facialis* nicht mehr in das Gebiet des *Trigeminus,* auch der *Glossopharyngeus* erscheint als selbständiger Nerv, der freilich mit dem *Vagus* mehrere Verbindungen eingeht; ebenso entspringt der *Accessorius Willisii* mit Ausnahme der Schlangen selbständig. Der *Hypoglossus* tritt in die Reihe der Hirnnerven.

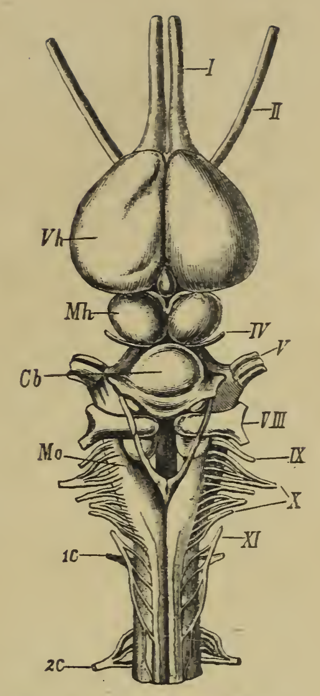


Fig. 922. Gehirn des *Alligators,* von oben gesehen (nach Rabl-Rückhard).

Vh Vorderhirn (Großhirn-Hemisphären), *Mh* Mittelhirn (Corpora bigemina), *Cb* Cerebellum, *Mo* Medulla oblongata, *I* Olfactorius, *II* Opticus, *IV* Trochlearis, *V* Trigeminus, *VIII* Acusticus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *XI* Accessorius, *1 c* erster Halsnerv, *2 c* zweiter Halsnerv.

Die Augen enthalten in der Sklera zuweilen *(Lacertilia, Testudinata)* Knochenplättchen. Bei Eidechsen und Krokodilen findet sich im Auge eine dem Processus falciformis des Fischauges entsprechende Falte der Chorioidea, der sog. *Fächer* oder *Kamm (Pecten).* Ein oberes und unteres Augenlid sind vorhanden. Bei den Schlangen, *Geckoniden* und *Amphisbaeniden* verwachsen beide Augenlider zu einer durchsichtigen, uhrglasähnlichen Kapsel, welche, von der Cornea durch einen mit Tränenflüssigkeit gefüllten Raum getrennt, eine Schutzeinrichtung des Auges bildet. Eine selbständige Nickhaut am inneren Augenwinkel ist stets von dem Auftreten einer besonderen Drüse *(Hardersche Drüse)* begleitet. Bei *Sphenodon* und den meisten *Lacertiliern* wurde noch ein medianes, als *Parietalauge* bezeichnetes Organ entdeckt, welches in der Scheitelgegend vor der Zirbel (Epiphyse) seine Lage hat (Fig. 923). Die kleine Öffnung der Schädeldecke, in welche dasselbe hinein-

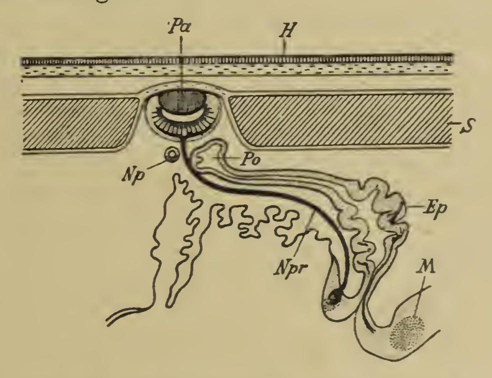


Fig. 923. Schema der Parietalorgane eines Sauriers (nach Studnička).

Ep Epiphysis cerebri (corpus pineale), *H* Kopfhaut, *M* Mittelhirn, *Np* Nebenparietalorgan, *Npr* Parietalnerv, *Pa* Parietalauge, *Po* Endblase des Pinealorgans, *S* Schädeldach.

gerückt erscheint, kennt man schon lange als *Foramen parietale* des Scheitelbeines. Die letzteres überdeckende Hautstelle ist pigmentlos und durchsichtig. Bei vielen *Lacertiliern* ist das Scheitelauge rudimentär oder fehlt; da, wo es besonders ausgebildet ist *(Sphenodon, Iguana, Varanus)*, stellt es ein Blasenauge dar, dessen Vorderwand durchsichtig und gewöhnlich linsenartig verdickt ist, während die Seiten- und Hinterwand der Blase zur Retina ausgebildet sind, zwischen deren Elementen Pigmentzellen liegen und an deren hinterem Ende der Nerv eintritt (Fig. 924). Das Augeninnere wird von einem Glaskörper erfüllt. Wahrscheinlich war dieses Parietalorgan bei fossilen Sauriern und Amphibiengattungen, deren Schädeldecke ein ansehnliches Parietalloch aufweist, mächtig entwickelt.

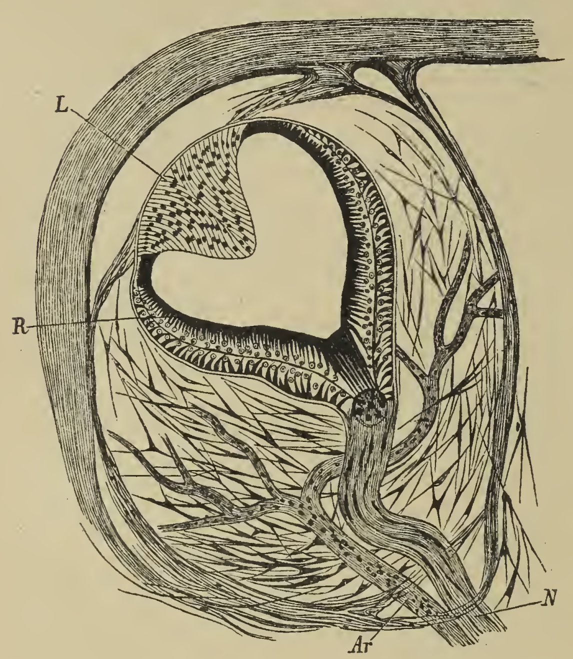


Fig. 924. Parietalauge von *Sphenodon* (nach Spencer).
N Nerv, *R* Retina, *L* Linse, *Ar* Arterie mit ihren Verzweigungen.

Das Gehörorgan und statische Organ (Fig. 925) besitzt bereits eine einfache schlauchförmige Schnecke *(Ductus cochlearis)* und ein entsprechendes Fenster *(Fenestra cochleae)*. Der Ductus endolymphaticus tritt bei den *Geckoniden* aus dem Schädel heraus und schwillt in der Gegend des Schultergürtels zu einem gelappten, mit Konkrementen erfüllten Sack an. Eine Paukenhöhle mit Ohrtrompete und Trommelfell fehlt den Schlangen sowie den meisten fußlosen Echsen; hier liegt das *Operculum*, welches das Vorhoffenster (Fenestra vestibuli) bedeckt, und die sich anschließende *Columella* (bestehend aus zwei Stücken, *Stapes* und *Extracolumella*) wie bei den Urodelen und Gymnophionen zwischen den Muskeln versteckt. Da, wo eine Paukenhöhle auftritt, legt sich die Columella mit ihrem knorpeligen Ende an das Trommelfell an. Auch ein kurzer äußerer Gehörgang tritt bei manchen Lacertiliern auf. Als erste Anlage eines äußeren Ohres kann man eine Hautklappe über dem Trommelfell der Krokodile betrachten.

Das Geruchsorgan der Reptilien zeigt vorzugsweise bei den Schildkröten und Krokodilen eine beträchtliche Vergrößerung der Schleimhautfläche, deren Falten durch knorpelige Muscheln gestützt werden. Die

äußeren Nasenöffnungen sind bei den Wasserschlangen und Krokodilen durch Klappenvorrichtungen verschließbar. Die Choanen münden bei den Krokodilen und Schildkröten weit hinten am Gaumenteil des Rachens. Bei den Schlangen und Lacertiliern kommt auch ein Jacobsonsches Organ vor. Der Geschmacksinn ist an die Zunge geknüpft, ausgenommen die Schlangen, bei denen die Zunge zum Tasten dient.

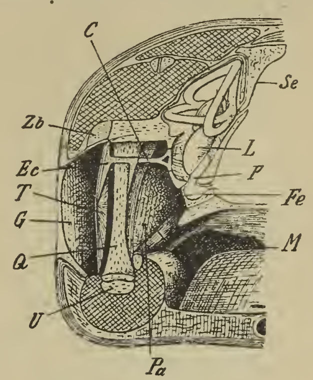


Fig. 925. Gehörorgan eines Lacertiliers im Querschnitt des Kopfes (nach Versluys).

Pa Paukenhöhle, *Q* Quadratum, *T* Trommelfell, *C* Stapes (Columella), *Ec* Extracolumella, *L* Lagena des Labyrinthes, *Fe* Fenestra cochleae, *P* perilymphatischer Raum, *Se* Saccus endolymphaticus, *G* äußerer Gehörgang, *U* Unterkiefer, *Zb* Zungenbeinbogen, *M* Mundhöhle.

Als besondere Tastorgane der Haut sind *Tastflecken* und *Kolbenkörperchen*, erstere in regelmäßiger Anordnung an den Schuppen bei Blindschleichen, Schlangen, *Sphenodon* nachgewiesen.

Mit Ausnahme der Schildkröten, deren Kieferränder durch den Besitz einer schneidenden Hornbekleidung eine Art Schnabel bilden, finden sich in den Kiefern konische oder hakenförmige Fangzähne, welche die Beute festhalten, aber nicht zerkleinern können. In der Regel beschränken sich dieselben auf die Kiefer und erheben sich stets in einfacher Reihe, bald an dem oberen Rande *(Acrodonten)*, bald an einer äußeren, stark vortretenden Leiste der flachen Zahnrinne innen angewachsen *(Pleurodonten)*, selten, wie bei den Krokodilen, in besonderen Alveolen eingekeilt. Auch am Gaumen- und Flügelbein können Hakenzähne auftreten, welche dann häufig, wie z. B. bei den giftlosen Schlangen, eine innere Bogenreihe am Gaumengewölbe bilden. Bei den Giftschlangen treten bestimmte, von einer Furche oder einem Kanale durchsetzte Zähne des Oberkiefers in nähere Beziehung zu den Ausführungsgängen von Giftdrüsen, deren Sekret durch die Rinne des Furchenzahnes oder in den Kanal des durchbohrten Giftzahnes beim Biß in die Wunde einfließt (Fig. 926). Eine an den vier vorderen, am Vorderrande gefurchten Zähnen des Unterkiefers ausmündende Giftdrüse findet sich auch bei einer Eidechse *(Heloderma)*. Außer den Lippendrüsen, zu denen auch die Giftdrüsen gehören, treten in der Mundhöhle noch verbreitet

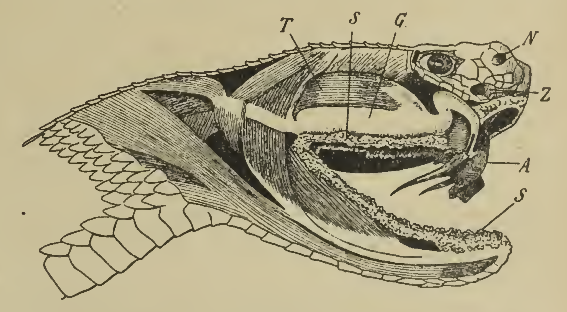


Fig. 926. Kopf von *Crotalus durissus* mit präpariertem Giftapparat (nach Duvernoy).

G Giftdrüse, *T* vorderer Schläfenmuskel, *S* Speichel- (Lippen-) drüsen, *A* Scheide der Giftzähne, *N* Nasenöffnung, *Z* Zügelgrube.

Unterzungendrüsen auf. Am Boden der Mundhöhle liegt die muskulöse, sehr verschieden gestaltete Zunge, die gleichfalls Drüsen aufweist. Zuweilen ist die Zunge (Schlangen, manche Eidechsen) an der Spitze gespalten und an ihrer Basis in eine Scheide zurückziehbar. Als Fangorgan fungiert die keulenförmige, vorschnellbare, sehr drüsenreiche Zunge der *Chamaeleonten*.

Die Speiseröhre erscheint bei bedeutender Länge in außerordentlichem Grade erweiterungsfähig, ihre Wandung legt sich meist in Längsfalten zusammen und ist bei den Seeschildkröten mit großen, stark verhornten Papillen besetzt. Der Magen hält mit Ausnahme der Schildkröten, die einen quergestellten Magen besitzen, meist noch die Längsrichtung des Körpers ein. Der Magen der Krokodile gleicht sowohl durch die rundliche Form, als durch die Stärke der Muskelwandung dem Vogelmagen. Der Dünndarm bildet nur wenig Windungen und bleibt verhältnismäßig kurz, nur bei den von Pflanzenstoffen lebenden Landschildkröten übertrifft der Darm die Körperlänge um das Sechs- bis Achtfache. Der breite Enddarm beginnt in der Regel mit einer ringförmigen Klappe, zuweilen auch mit einem Blinddarm und führt in die Kloake, welche mit runder Öffnung oder wie bei den Schlangen und Eidechsen als Querspalte (daher *Plagiotremen*) unter der Schwanzwurzel mündet. Leber und Bauchspeicheldrüse werden niemals vermißt.

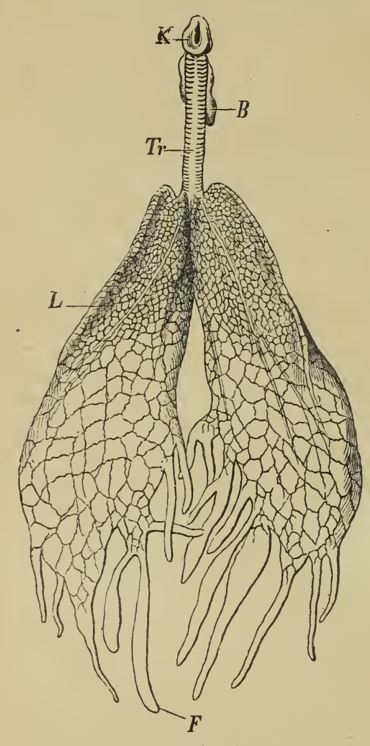


Fig. 927. Die Lungen von *Chamaeleon vulgaris*.
K Kehlkopf, *B* Kehlsack, *Tr* Trachea, *L* Lunge, *F* ihre maschenlosen Aussackungen.

Zu beiden Seiten der Kloake setzt sich bei den Krokodilen und meisten Schildkröten die Leibeshöhle in sog. *Peritonealkanäle* fort, die bei Schildkröten blind endigen, bei erwachsenen Krokodilen aber durch Poren sich in die Kloake öffnen.

Die Reptilien atmen ausschließlich durch Lungen, welche entweder einfache geräumige Säcke mit maschigen Vorsprüngen der Wandung sind (meiste *Lacertilier*, Schlangen), oder durch die Ausbildung tief einspringender Septen und dadurch entstehender peripheriewärts gerichteter Nebenräume eine ansehnliche innere Oberflächenentwicklung und schwammige Beschaffenheit erhalten (*Varaniden*, Schildkröten, Krokodile). Bei den Schlangen und schlangenartigen Eidechsen verkümmert die Lunge der linken (bei *Amphisbaenen* der rechten) Seite mehr oder minder, während die Lunge der Gegenseite eine um so bedeutendere Größe erlangt; ihr

hinteres Ende entbehrt sowohl der Parietalzellen als der respiratorischen Gefäße und stellt sich als ein Luftreservoir dar, welches während des langsamen Schlingaktes die Atmung möglich macht, wogegen bei einigen Schlangen (*Viperidae* u. a.) ein Teil der Trachea lungenartig ausgebildet ist (Tracheallunge). Bei den meisten *Chamaeleonen* (Fig. 927) und bei *Uroplatus* bildet der hintere Teil der Lunge zahlreiche der Parietalzellen entbehrende Aussackungen. In diesen Aussackungen finden wir Einrichtungen, welche bei den Vögeln in besonders mächtiger Entfaltung auftreten. Die zuführenden Luftwege sondern sich stets in einen mit spaltförmiger Stimmritze beginnenden Kehlkopf und in eine lange, von knorpeligen oder knöchernen Ringen gestützte Luftröhre, welche direkt oder mittelst Bronchien in die Lungensäcke führt. Eine häutige oder knorpelige Epiglottis findet sich bei zahlreichen Schildkröten, Schlangen und Eidechsen vor. Stimmeinrichtungen besitzen nur die Geckonen und Chamaeleoniden. Die für die Respiration erforderliche Lufterneuerung wird wohl überall auch mit Hilfe der Rippen bewerkstelligt, die Schildkröten ausgenommen, bei denen die Atmung durch Zurückziehen des Halses und der Vorderfüße sowie durch Bauchmuskeln und einen besonderen, ventral an der Pleura entwickelten Musculus pulmonalis (Exspirationsmuskel) erfolgt.

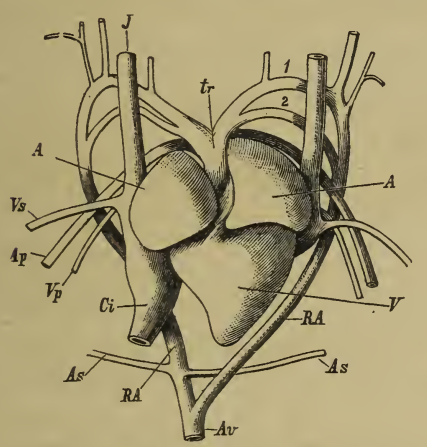


Fig. 928. Herz einer *Lacerta muralis* (nach Wiedersheim).

V Ventrikel, *A* Atrien, *tr* Arterientruncus, *1, 2* Aortenbogen, *Ap, Vp* Arteria und Vena pulmonalis, *RA* Aortenwurzeln, *Av* Aorta, *As* Arteriae subclaviae, *Ci* Vena cava inferior, *J* Venae jugulares, *Vs* Venae subclaviae.

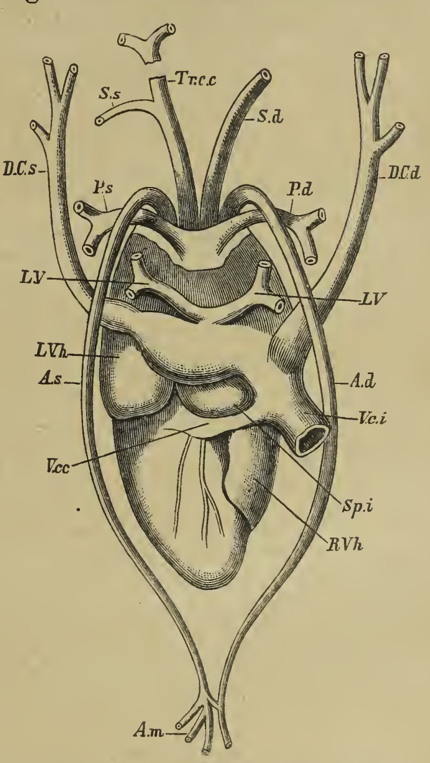


Fig. 929. Herz von *Crocodilus niloticus* von hinten gesehen (nach Röse).

Tr. c. c. Truncus caroticus communis, *Ss* Arteria subclavia sinistra, *Sd* A. s. dextra, *As* linker, *Ad* rechter Aortenbogen, *Am* Arteria mesenterica, *DCs* linker, *DCd* rechter Ductus Cuvieri, *LVh* linker, *RVh* rechter Vorhof, *Ps*, *Pd* Lungenarterien, *LV* Lungenvenen, *Sp. i.* Spatium intersepto-valvulare, *Vcc* Vena coronaria cordis, *Vci* Vena cava inferior.

Eine Kiemenatmung findet sich, von den Amphibien aufwärts, bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren nicht mehr. Indessen treten im Embryonalleben noch Kiemen- oder Visceralspalten auf (Fig. 853), welche später bis auf die erste, zwischen Mandibular- und Zungenbeinbogen gelegene, verloren gehen. Diese erste, dem Spritzloch der Haie homologe Spalte tritt zum Gehörorgan in Beziehung und wird zur Eustachischen Röhre und Paukenhöhle, eine Fortsetzung des die erste Spalte begrenzenden Wulstes zum äußeren Gehörgang.

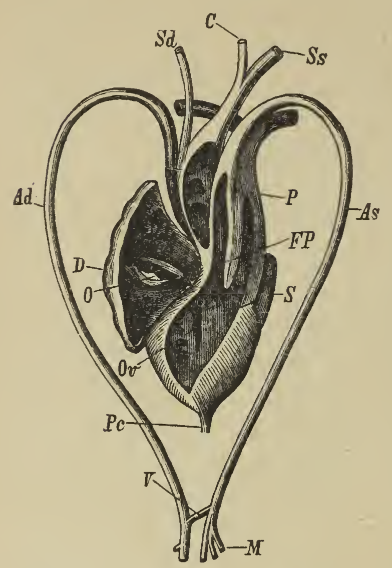


Fig. 930. Herz mit den großen Gefäßstämmen von *Alligator mississippiensis*, zum Teil eröffnet, Ventralansicht (nach Gegenbaur).

D rechter, *S* linker Vorhof, *O* Ostium venosum des rechten Vorhofes, *Ov* rechtes Ostium atrioventriculare, *C* Truncus caroticus communis, *Sd*, *Ss* Arteriae subclaviae, *Ad* rechter, *As* linker Aortenbogen, *P* Arteria pulmonalis, *V* Verbindung des linken Aortenbogens mit dem rechten, *M* Arteria mesenterica, *Pc* Verbindung des Herzens mit dem Pericard, *FP* Stelle des Foramen Panizzae.

Die Kreislauforgane (Fig. 854 *d*, 928) führen in verschiedenen Abstufungen bis zur vollkommenen Duplizität des Herzens und zu weitgehender Scheidung des arteriellen und venösen Blutes. Zunächst wird die Teilung des Herzens dadurch vollständiger, daß sich neben den beiden auch äußerlich abgesetzten Vorhöfen die Kammer in eine rechte und linke Abteilung sondert. Die Scheidewand der Kammer bleibt bei den Schlangen, Eidechsen, Schildkröten noch durchbrochen, ist dagegen bei den Krokodilen vollständig. Der Bulbus cordis erscheint in den Ventrikel einbezogen. Bei den Eidechsen sowie Schildkröten scheint äußerlich ein gemeinsamer Arterienstamm aus der rechten Kammerabteilung zu entspringen, die Gefäßkanäle, in welche er geteilt ist, stehen jedoch gesondert mit den beiden Kammern in Kommunikation, indem die Lungenarterie und der linke Aortenbogen das Blut aus der rechten, der rechte Aortenbogen aus der linken Kammerabteilung empfängt. Bei den Krokodilen (Fig. 930) gelangt auch äußerlich diese Scheidung zur vollen Ausbildung.

Die Aortenwurzeln gehen bei den meisten Eidechsen noch jederseits aus zwei Aortenbogen, sonst bloß aus einem (Fig. 928, 929) hervor. Die Carotiden entspringen, zuweilen an einem gemeinsamen Stamme, aus dem rechten Aortenbogen. Auch erscheint bei Schildkröten, deren linke Aortenwurzel sehr eng ist, die Aorta vorzugsweise als Fortsetzung des rechten Aortenbogens. Ähnlich verhalten sich die Krokodile.

Im Falle einer unvollständigen Trennung der rechten und linken Herzkammer scheint die Vermischung beider Blutsorten teilweise schon im Herzen stattzufinden, obwohl durch besondere Klappeneinrichtungen der

Eingang in die Lungengefäße von den Ostien der Aortenstämme derart abgesperrt werden kann, daß das arterielle Blut vornehmlich in diese letzteren, das venöse in jene einströmt (Brücke). Jedenfalls findet sie in der Aorta descendens statt. Bei Krokodilen, deren Herzkammern vollständig geschieden sind, besteht außerdem eine Kommunikation *(Foramen Panizzae)* zwischen linkem und rechtem Aortenbogen. Ein gesonderter Sinus venosus ist erhalten, tritt aber in engeren Anschluß an die rechte Vorkammer. In den venösen Kreislauf schiebt sich wie bei den Amphibien neben dem Pfortadersystem der Leber ein zweites für die Niere ein. Indessen tritt das letztere bei den Schildkröten und Krokodilen mehr und mehr zurück. Die Vorderabschnitte der hinteren Kardinalvenen erfahren eine Rückbildung und werden durch neue Venenstämme, die *Venae vertebrales,* substituiert. Das System der Lymphgefäße zeigt außerordentlich zahlreiche und weite Lymphräume und verhält sich ähnlich wie bei den Amphibien. Kontraktile *Lymphherzen* wurden nur in der hinteren Körpergegend an der Grenze von Rumpf und Schwanz auf Querfortsätzen oder Rippen in paariger Anordnung nachgewiesen. Die *Milz* fehlt niemals, ebensowenig die unpaare *Thyreoidea* und die paarige *Thymus.*

Die Nieren (Fig. 931) der Reptilien gehören wie die der Vögel und Säugetiere dem hinteren Rumpfabschnitt an und entsprechen der Nachniere (Metanephros), während von der Urniere nur Reste in anderer Funktion erhalten bleiben. Die Ausführungsgänge der Nieren, die Ureteren, führen direkt in die Kloake, ausgenommen die Schildkröten, bei denen sie in den Hals der Harnblase münden. An der Vorderwand der Kloake erhebt sich bei Eidechsen (ausgenommen *Amphisbaenidae, Varanidae*) und bei Schildkröten eine Harnblase. Der Harn erscheint keineswegs überall in flüssiger Form, sondern oft (Eidechsen, Schlangen) als weißliche harnsäurehaltige Masse von fester Konsistenz.

Die Geschlechter sind getrennt. Die Genitalorgane (Fig. 931) sind paarig. Im weiblichen Geschlechte fungieren die Müllerschen Gänge als Ovidukte, im männlichen ist ein vorderer Abschnitt der Urniere zum Ausführungsapparat des Hodens als sog. Nebenhoden umgestaltet und der Urnierengang zum Ductus (Vas) deferens geworden. Auch Rudimente des weiblichen Ausführungsapparates finden sich beim Männchen, gleichwie sich im weiblichen Geschlechte Rudimente von Nebenhoden und Ductus deferens (Epoophoron, Gartnerscher Kanal) erhalten können. Damit sind die Gestaltungsverhältnisse in den Genitalorganen erreicht, welche für alle Amnioten charakteristisch sind. Eileiter sowohl als Samenleiter münden gesondert in die Kloake ein, bei Schildkröten in den Hals der Harnblase. Erstere beginnen mit weitem Ostium, verlaufen vielfach geschlängelt und besorgen überall die Abscheidung einer Eiweißschichte und einer kalkhaltigen, meist weichhäutig bleibenden Eischale. Nicht selten verweilen die Eier in dem als Fruchtbehälter zu bezeichnenden Endabschnitt der Ovidukte längere Zeit, zuweilen bis zum vollständigen Ablauf der Em-

bryonalentwicklung. Im männlichen Geschlechte treffen wir fast überall Begattungsorgane an. Bei den Schlangen und Eidechsen sind es zwei glatte oder bestachelte Hohlschläuche, die in je einem taschenartigen Hohlraum an der Hinterwand der Kloake eingezogen liegen und hervorgestülpt werden (Fig. 931 *a*). Im Zustande der Vorstülpung erscheint ihre Oberfläche von einer Rinne durchsetzt, welche das Sperma von den Genitalöffnungen aus

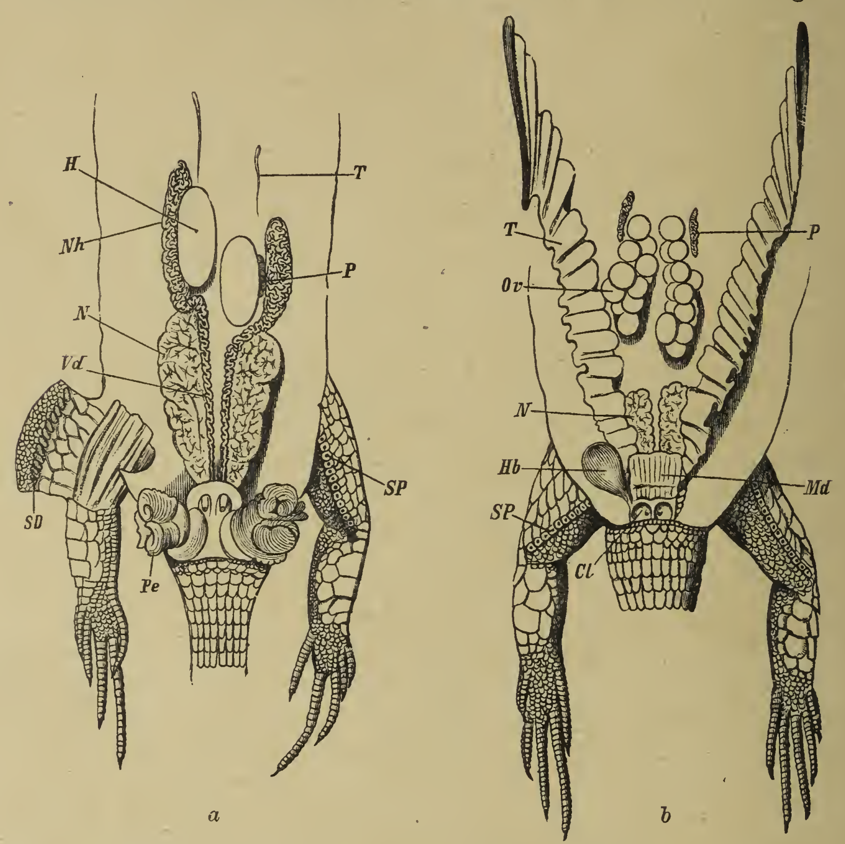


Fig. 931. Urogenitalapparat von *Lacerta agilis* (nach einer Zeichnung von K. Heider).
a Des Männchens. *N* Niere, *H* Hoden, *Nh* Nebenhoden (Epididymis), *Vd* Samenleiter (Ductus deferens), *P* ein Rest der Urniere, *T* Müllerscher Gang (rudimentär), *Pe* Penis, *SP* Schenkelporen, *SD* drüsenartige Epidermoidalorgane. — *b* Des Weibchens. *Hb* Harnblase, *Md* Enddarm (aufgeschnitten), *Cl* Kloake, *Ov* Ovarium, *T* Eileiter (Müllerscher Gang).

der Kloake fortleitet. Bei den Schildkröten und Krokodilen dagegen erhebt sich eine unpaare, von einem fibrösen Körper (Corpus fibrosum) gestützte und mit einem Schwellkörper versehene Rute an der Ventralwand der Kloake. Auch diese Rute besitzt eine Rinne zur Aufnahme und Fortführung des Samens, kann aber nicht eingestülpt werden. Beim Weibchen sind entsprechende Rudimente (Clitoris) vorhanden. Die Begattung führt stets zur Befruchtung der Eier im Innern des mütterlichen Körpers. Zahlreiche Reptilien, wie z. B. unter den Schlangen die Kreuzotter und unter den Eidechsen die Blindschleiche, gebären lebendige Junge. Die meisten

legen Eier und graben sie in feuchter Erde an gesicherten warmen Plätzen ein. Eine Art Brutpflege findet sich bei Krokodilen, ferner bei manchen Riesenschlangen *(Python)*, welche sich über den abgesetzten Eiern zusammenrollen und der sich entwickelnden Brut Wärme und Schutz gewähren.

Die Entwicklung der Reptilien ist eine direkte. Das große dotterreiche Ei erfährt eine diskoidale Furchung. Am Embryo macht sich in der Kopfanlage eine Knickung bemerkbar, welche die Entstehung der Kopfbeuge, einer in stärkerem Maße den höheren Wirbeltieren zukommenden Bildung, veranlaßt. Der anfangs dem Dotter flach aufliegende Embryo setzt sich allmählich schärfer von dem Dotter ab. Letzterer liegt in einem Dottersacke aufgenommen, der zum Schlusse der Embryonalzeit schwindet. Charakteristisch ist das Auftreten von Amnion und Serosa sowie einer Allantois, die sich zum embryonalen Atmungsorgan entwickelt; mit dem Auftreten der Allantois steht der Ausfall der Kiemenatmung in Zusammenhang. Eine Dottersackplacenta findet sich bei *Tiliqua* und *Trachysaurus*, eine Allantoisplacenta bei *Chalcides*. Die Eischale wird von den ausschlüpfenden Jungen bei *Krokodilen* und Schildkröten mittelst eines an der Schnauzenspitze gelegenen Hornzahnes, der sog. Eischwiele, bei den *Squamata* mittelst eines Zahnes (Eizahnes) des Zwischenkiefers geöffnet.

Einige Schlangen und Eidechsen reichen bis weit in den Norden hinauf, während die Krokodile größtenteils auf die heiße Zone beschränkt sind und Schildkröten zum Teile auch der gemäßigten Zone angehören. Die Reptilien der kalten und gemäßigten Gegenden verfallen in eine Art Winterschlaf, wie andererseits auch in den heißen Klimaten ein Sommerschlaf vorkommt, der mit dem Eintritt der Regenzeit sein Ende erreicht.

Die Reptilien haben ein überaus zähes Leben, können geraume Zeit ohne Nahrung bei beschränkter Respiration existieren. Manche erlangen ein hohes Alter (Krokodile, Schildkröten, Boiden). Die meisten Eidechsen sind imstande, den leicht abreißenden Schwanz zu regenerieren.

Die ältesten fossilen Reptilien, *Cotylosauria* und *Diaptosauria*, stammen aus dem Obercarbon. Von den zu letzteren gehörigen *Rhynchocephalia* hat sich eine Form *(Sphenodon)* bis in die Gegenwart erhalten. Eine reiche Mannigfaltigkeit von Sauriergruppen hat die Sekundärzeit (namentlich Trias und Jura) aufzuweisen, welche von einer großen Zahl gegenwärtig ausgestorbener Typen belebt war. Es sind dies die als besondere Ordnungen zu unterscheidenden *Ichthyosaurier*, welche flossenförmige Extremitäten besaßen und nackthäutig waren; die langhalsigen *Sauropterygier (Nothosaurus, Plesiosaurus)*, wie die ersteren Meeresbewohner mit gleichfalls flossenartig entwickelten Gliedmaßen; ferner die in manchen Eigentümlichkeiten den Säugetieren ähnlichen *Theromorphen*, sodann die *Dinosaurier*, zum Teile kolossale Landbewohner; endlich die Flugsaurier *(Pterosaurier)* mit nackter Haut und mit Flughaut an den Vorderextremitäten, die durch starke Verlängerung des 5. Fingers ausgezeichnet waren (Fig. 4).

1. Ordnung. **Rhynchocephalia.**[1])

Eidechsenartige Reptilien mit amphicoelen Wirbeln. Quadratum unbeweglich mit dem Schädel verbunden, Schläfe durch zwei horizontale knöcherne Bögen überbrückt. Bauchrippen vorhanden. Kopulationsorgane fehlen.

Der Körper ist leguanartig gestaltet (Fig. 920) und trägt am Nacken sowie Rücken einen Kamm seitlich zusammengedrückter Schuppen, Schwanz mit drei Reihen von großen Höckerschuppen, sehr ähnlich wie bei der Schildkröte Chelydra serpentina. Im Skelet sind die Rhynchocephalen durch das unbeweglich mit dem Schädel verbundene Quadratum, den doppelten Schläfenbogen, den Besitz eines Sternum abdominale sowie das Vorhandensein von Hakenfortsätzen an einigen Rippen ausgezeichnet. Die Wirbelkörper sind amphicoel mit zwischenliegenden Bandscheiben. Auge groß, mit vertikaler Pupille. Trommelfell fehlt. Die Kloakenspalte ist quer, Kopulationsorgane fehlen.

Die Rhynchocephalen sind die ursprünglichsten unter den rezenten Reptilien, deren nächste Verwandte dem Jura und der Trias angehören. Nur eine lebende Art.

Fam. *Sphenodontidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Sphenodon (Hatteria) punctatum* Gray, Brückenechse. Auf einigen kleinen Inseln nahe der Nordinsel von Neuseeland (Fig. 920).

2. Ordnung. **Testudinata (Chelonia), Schildkröten.**[2])

Reptilien von kurzer, gedrungener Körperform, mit einem knöchernen Rücken- und Bauchschilde, mit zahnlosen, von einer Hornscheide bekleideten Kiefern. Quadratum mit dem Schädel unbeweglich verbunden.

Keine andere Gruppe von Reptilien erscheint so scharf abgegrenzt und durch Eigentümlichkeiten der Form und Organisation in dem Grade

---

[1]) A. Günther, Contribution to the Anatomy of Hatteria. Philos. Transact. London 1867. G. Osawa, Beiträge zur Lehre von den Sinnesorganen der Hatteria punctata. Arch. mikr. Anat. LII, 1988. G. B. Howes and H. Swinnerton, On the Development of the Skeleton of the Tuatara etc. Transact. Zool. Soc. London XVI, 1901. H. Schauinsland, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte u. Anat. der Wirbeltiere. Zoologica, XXXIX, 1903. Vergl. außerdem die Arbeiten von Dendy, Siebenrock, Boulenger, Gisi u. a.

[2]) L. H. Bojanus, Anatome Testudinis europaeae. Vilnae 1819. H. Rathke, Ueber die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848. Gray, Catalogue of Shield Reptiles in the Collection of the British Museum, Part I. London 1855, Suppl. 1870, Append. Part. II, 1872. L. Agassiz, Embryology of the turtle. Natural History of the United States, III, 1857. A. Strauch, Chelonologische Studien. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1862. G. A. Boulenger, Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodilians in the British Museum. London 1889. E. Mehnert, Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morph. Arb. I, 1891. F. Hochstetter, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der europäischen Sumpfschildkröte (Emys lutaria Marsili). Denkschr. Akad. Wien LXXXI, LXXXIV, 1907, 1908.

ausgezeichnet wie die der Schildkröten durch die Umkapselung des Rumpfes mittelst eines Knochenpanzers (Fig. 932), der aus einem mehr oder minder gewölbten Rückenschilde (Carapax) und einem flachen, durch seitliche

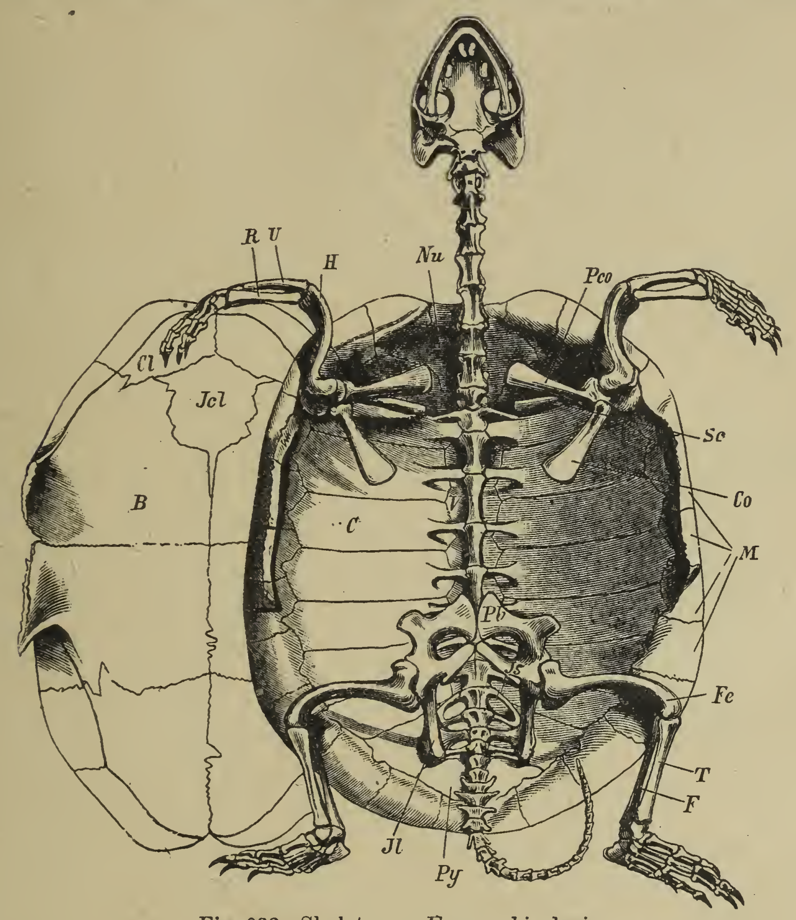


Fig. 932. Skelet von *Emys orbicularis*.

V Neuralplatten, *C* Costalplatten, *M* Marginalplatten, *Nu* Nuchalplatte, *Py* Pygalplatte, *B* Bauchschild, *Cl* Epiplastron, *Jcl* Entoplastron, *Sc* Scapula, *Co* Coracoideum, *Pco* Procoracoideum, *Pb* Os pubis, *Js* Os ischii, *Jl* Os ilium, *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *Fe* Femur, *T* Tibia, *F* Fibula.

Querbrücken mit jenem verbundenen Bauchschilde (Plastron) besteht. Unter diesen Knochenpanzer können in der Regel Kopf, Extremitäten und Schwanz zurückgezogen werden.

Der Bauchschild enthält neun mehr oder minder entwickelte Knochenstücke, ein vorderes unpaares (*Interclaviculare* oder *Entoplastron,* das als

F. Siebenrock, Synopsis der rezenten Schildkröten. Zool. Jahrb. Suppl. X, 1909. J. Versluys, Über die Phylogenie des Panzers der Schildkröten etc. Palaeontol. Zeitschr. I, 1914. Außerdem vgl. die Arbeiten von Will, Mitsukuri, Davenport, Baur, van Bemmelen, Vaillant, Goette u. a.

homolog dem Episternum der übrigen Reptilien betrachtet wird) und vier paarige seitliche Stücke, die als *Clavicularia* oder *Epiplastron*, *Hyoplastron*, *Hypoplastron* und *Xiphiplastron* unterschieden werden und zwischen denen eine mediane, durch Haut oder Knorpel geschlossene Lücke zurückbleiben kann (*Trionyx, Chelonia* u. a.). Die Epiplastra werden den Claviculae der Saurier, die übrigen Plastronknochen häufig den sog. Bauchrippen der übrigen Reptilien verglichen. An der Bildung des umfangreichen Rückenschildes beteiligen sich plattenartige Verbreiterungen der Dornfortsätze (*Neural-* oder *Vertebral*platten) und Rippen (*Costal*platten) von acht (2.—9.) Rumpfwirbeln. Die Costalplatten entsenden aufsteigende, die Rückenmuskeln frühzeitig überwölbende und verdrängende Fortsätze zu den Neuralplatten. Außerdem beteiligen sich an der Zusammensetzung des Rückenschildes die unpaare, median im Nacken gelegene *Nuchal*platte, in der Kreuzbeingegend die *Pygal*platte sowie die seitlich am Rande gelegenen 22 *Marginal*platten. Seiner Enstehung nach geht der Knochenpanzer, mit Ausnahme der Neural- und Costalplatten, die von manchen Forschern aus Verbreiterungen der Dornfortsätze und Rippen entstanden angesehen werden, aus Hautknochen hervor; es ist jedoch wahrscheinlich, daß auch Neural- und Costalplatten auf Hautknochen zurückzuführen sind. Bei *Dermochelys* ist ein (wahrscheinlich sekundärer) aus zahlreichen mosaikartig angeordneten Hautknochen gebildeter Panzer vorhanden, der ohne Zusammenhang mit dem Innenskelet bleibt. Er ist von dem Knochenpanzer der übrigen Schildkröten verschieden, von dem sich noch die Nuchalplatte und ein aus den paarigen Plastronplatten bestehender ventraler Knochenring unter dem äußeren Panzer vorfinden.

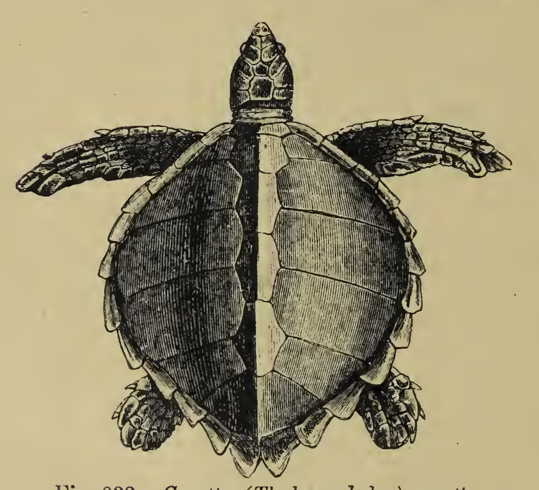


Fig. 933. *Caretta (Thalassochelys) caretta* (aus règne animal). $^{1}/_{20}$

Auf der äußeren Fläche beider Schilder finden sich gewöhnlich noch größere Platten aufgelagert (Fig. 933), welche der verhornten Epidermis ihren Ursprung verdanken und das *Schildpatt* liefern. Diese Schilder entsprechen in ihren Umrissen keineswegs den unterliegenden Knochenstücken, ordnen sich jedoch in regelmäßiger Weise derart an, daß man am Rückenschilde eine mittlere und zwei seitliche Reihen von Hornschildern und in der Peripherie einen Kreis von Randschildern, am Bauche ein bis zwei Doppelreihen von Hornschildern unterscheidet.

Im Gegensatze zu dem mittleren Abschnitte der Wirbelsäule, dessen Wirbel mit dem Rückenschilde fest verbunden sind, zeigen sich die vorausgehenden und nachfolgenden Abschnitte derselben in ihren Teilen überaus verschiebbar. Zur Bildung des frei beweglichen Halses, welcher sich unter Krümmungen mehr oder minder vollkommen zwischen die Schale zurückziehen kann, werden acht lange rippenlose Wirbel verwendet. Auf die zehn rippentragenden Wirbel folgen zwei (selten drei oder mehr) unter dem Rückenschilde vorstehende Kreuzbeinwirbel nebst einer beträchtlichen Zahl von sehr beweglichen Schwanzwirbeln.

An dem ziemlich gewölbten Kopf schließen die Schädelknochen durch Nähte fest aneinander und bilden ein breites Dach, welches sich in einen mächtig entwickelten Hinterhauptkamm fortsetzt und von paarigen Scheitelbeinen sowie umfangreichen Stirnbeinen gebildet wird. Von den ersteren erstrecken sich (mit Ausnahme von *Dermochelys*) absteigende lamellöse Fortsätze zu den Seiten der knorpelighäutigen Schädelkapsel bis zu dem kurzen *Basisphenoid.* Mit letzterem verwachsen findet sich bei manchen Schildkröten *(Dermochelys, Chelydra)* ein *Parasphenoideum,* das vielleicht allen Schildkröten zukommt. Die Schläfengegend ist am vollständigsten bei den Seeschildkröten durch breite Knochenplatten überdacht, welche durch das *Postfrontale, Jugale, Quadratojugale* und *Squamosum* gebildet werden. Hinter dem die Seitenwandungen der Schädelhöhle bildenden *Prooticum* erhält sich das *Opisthoticum* selbständig. Sämtliche Teile des Oberkiefergaumenapparates sind ebenso wie das Quadratbein mit den Schädelknochen fest und durch zackige Nähte verbunden. Ein *Os transversum* fehlt. Auffallend kurz bleibt der Gesichtsteil des Schädels, dem Nasalia fehlen. Der knöcherne Gaumen wird von den breiten, mit dem unpaaren *Vomer* verbundenen *Palatina* gebildet, hinter deren Gaumenfortsätzen sich die Choanen öffnen. Auch die Flügelbeine sind sehr breit und lamellös. Zähne fehlen, dagegen sind die kurzen Kieferknochen an ihren Rändern nach Art des Vogelschnabels mit scharf schneidenden, gezähnten Hornplatten überkleidet, mit deren Hilfe einzelne Arten *(Chelydra, Trionyx)* heftig beißen und empfindlich verwunden können.

Die vier Extremitäten befähigen die Schildkröten zum Kriechen und Laufen auf festem Boden, indessen sind sie bei den im Wasser lebenden Formen Schwimmfüße oder Flossen (Fig. 933). Durch die Entwicklungsgeschichte des Bauch- und Rückenpanzers erklärt sich die Lage beider Extremitätengürtel und der entsprechenden Muskeln zwischen Rücken- und Bauchschild. Das Schulterblatt bildet einen aufsteigenden stabförmigen Knochen, dessen oberes Ende sich durch Band- oder Knorpelverbindung dem Querfortsatze des vordersten Brustwirbels anheftet. Ein mächtiges *Procoracoideum* erstreckt sich vom Schulterblatt nach dem unpaaren Stücke des Bauchschildes, dem es sich ebenfalls durch Knorpel- oder Bandverbindung anheftet. Das Becken stimmt mit dem Becken der Lacertilier nahe überein und ist mit dem Schilde mehr oder weniger fest verbunden.

Verdauungs- und Fortpflanzungsorgane schließen sich den Krokodilen an. Die Zunge ist auf dem Boden der Mundhöhle angewachsen. Der Oesophagus der Seeschildkröten ist mit spitzen, stark verhornten Papillen besetzt. Bei den *Cryptodira* des Süßwassers finden sich zwei Ausstülpungen der Kloakenwand respiratorischer Bedeutung (Analblasen). Die sehr umfangreiche Lunge erstreckt sich bis in die Beckengegend und ist am Rückenpanzer angewachsen. Hervorzuheben ist die Ausmündung der Geschlechtsausführungsgänge und Ureteren in den Hals der Harnblase, der somit als Urogenitalsinus fungiert. Die Augen liegen in geschlossenen Augenhöhlen und besitzen Lider und Nickhaut. Am Gehörorgan findet sich stets eine Paukenhöhle mit weiter Tuba, langer Columella und äußerlich sichtbarem Trommelfell.

Nach der tagelang währenden Begattung, bei welcher das Männchen auf dem Rücken des Weibchens getragen wird, erfolgt die Ablage einer geringen, bei den Seeschildkröten größeren Anzahl von Eiern in Erdgruben in der Nähe des Wassers. Die Eier der Seeschildkröten sind pergamentschalig, die der übrigen Schildkröten kalkschalig.

Die Schildkröten gehören größtenteils den wärmeren Klimaten an und nähren sich hauptsächlich vom Raube, von Mollusken, Krebsen und Fischen, die Landschildkröten von Vegetabilien.

Fossil treten sie zuerst in der oberen Trias auf, zahlreichere Reste finden sich in der Tertiärzeit.

1. Unterordnung. *Cryptodira.* Hals S-förmig in vertikaler Ebene zurückziehbar, Halswirbel ohne oder nur mit Spuren von Querfortsätzen, Körper des letzten Halswirbels mit dem des 1. Rumpfwirbels artikulierend. Unterkiefer mit Gelenkgruben. Pterygoidea in der Mitte schmal, median in Kontakt. Becken mit dem Panzer nicht fest verbunden.

Fam. *Chelydridae.* Große, rein aquatische und nächtliche Schildkröten mit Schwimmhäuten an den Füßen und vollständig zurückziehbarem Halse. Knöcherne Nuchalplatte mit rippenförmigen Seitenfortsätzen. Schwanz lang, Schwanzwirbel meist opisthocoel. Leben in großen Flüssen und Sümpfen. *Chelydra serpentina* L., Schnappschildkröte. *Macroclemys temmincki* Holbr., Geierschildkröte. Nordamerika. Hier schließt sich an *Cinosternum pensilvanicum* Gm., Klappschildkröte. Bauchpanzer in seinem Vorderabschnitt gegen den hinteren Abschnitt beweglich. Nordamerika.

Fam. *Testudinidae.* Nuchalplatte ohne rippenartige Fortsätze. Schwanzwirbel procoel. Land- und Wasserschildkröten, erstere mit gewölbtem Rückenpanzer und Klumpfüßen, letztere mit flachem Rückenpanzer und durch Schwimmhäute verbundenen Zehen. *Clemmys caspica* Gm., Flußschildkröte. Dalmatien, Herzegowina, südliche Balkanhalbinsel, Westasien. *Emys orbicularis* L. (*europaea* Gray, *lutaria* Marsigli), Sumpfschildkröte. Bauchpanzer in seinem vorderen Abschnitte gegen den Hinterabschnitt beweglich. Europa, Westasien. *Testudo graeca* L., griechische Landschildkröte. Griechenland, Dalmatien, Südungarn. *T. marginata* Schoepff, Griechenland. *T. ibera* Pall. Östl. Balkanhalbinsel, Westasien, Nordafrika. *T. gigantea* Schweigg., Riesenschildkröte. Seychellen.

2. Unterordnung. *Cheloniidea.* Hals unvollständig in die Schale zurückziehbar, Halswirbel mit sehr kurzen Querfortsätzen. Becken mit dem

Plastron nicht fest verbunden. Füße flossenartig. Phalangen ohne Condylen. Schwimmen sehr geschickt.

Fam. *Cheloniidae*. Seeschildkröten mit Hornschildern am Panzer. Füße mit ein oder zwei Krallen. *Caretta (Thalassochelys) caretta* L. Weit verbreitet (Fig. 933). *Chelonia mydas* L., Suppenschildkröte. *Ch. imbricata* L., Karettschildkröte. Die schön gefleckten Hornplatten des Panzers liefern das Schildpatt des Handels. Weit verbreitet in den tropischen und subtropischen Meeren.

Fam. *Dermochelyidae*. Seeschildkröten, deren Panzer aus zahlreichen kleinen, mosaikartig angeordneten Hautknochen besteht, ohne Hornschilder, mit Längskielen, ohne Verbindung mit dem Innenskelet. Füße ohne Krallen. Parietalia ohne absteigende Seitenfortsätze. *Dermochelys (Sphargis) coriacea* L., Lederschildkröte. In allen tropischen und gemäßigten Meeren. Selten.

3. Unterordnung. *Pleurodira*. Der Hals wird in der Ruhe nach einer Seite unter den Rückenschild gelegt. Halswirbel mit starken Querfortsätzen. Unterkiefer mit Gelenkkopf. Pterygoidea breit, median in Kontakt. Becken mit dem Panzer fest verwachsen. Füße sind Schwimmfüße mit 4—5 Krallen. Im Süßwasser.

Fam. *Pelomedusidae*. Zahl der Bauchschildknochen elf. *Pelomedusa galeata* Schoepff, Afrika. *Podocnemis expansa* Schweigg. Südamerika.

Fam. *Chelyidae*. Mit 9 Bauchschildknochen. *Chelys fimbriata* Schneid., Matamata-Schildkröte. Guiana. *Hydromedusa tectifera* Cope, Schlangenhalsschildkröte. Südamerika. *Chelodina longicollis* Shaw. Australien.

4. Unterordnung. *Trionychoidea*. Hals in vertikaler Ebene S-förmig zurückziehbar. Halswirbel ohne oder mit nur kurzen Querfortsätzen, Artikulation zwischen letztem Hals- und erstem Rückenwirbel bloß durch die Querfortsätze. Unterkiefer mit Gelenkgruben. Pterygoidea breit, voneinander getrennt. Becken nicht mit dem Panzer verwachsen. Füße sind Schwimmfüße mit 2—3 Krallen. Panzer ohne Hornschilder. Die Schnauze endigt in einen Rüssel.

Fam. *Carettochelyidae*. Marginalknochen vorhanden. Plastron ohne Fontanellen. *Carettochelys insculpta* Rams. Neuguinea.

Fam. *Trionychidae*, Weichschildkröten. Flußschildkröten mit lederartiger Bekleidung des Panzers, Marginalplatten fehlen oder bilden eine unvollständige Reihe. Plastron mit Fontanellen. Lippenförmige Anhänge an den Kiefern, Füße breit, durch eine große Schwimmhaut ausgezeichnet. Können infolge Funktion der gefäßreichen, zottenbildenden Oesophagusschleimhaut als Atmungsorgan tagelang unter Wasser verbleiben. *Trionyx triunguis* Forsk. Afrika, Syrien. *T. ferox* Schneid. Nordamerika. *T. sinensis* Wgm. Ostasien.

3. Ordnung. **Emydosauria (Crocodilia).**[1]

Wasserbewohnende eidechsenartige Reptilien von bedeutender Größe, mit langem gekielten Ruderschwanz und kräftigen Füßen, deren Zehen

[1]) R. Owen, Palaeontology. London 1860. Huxley, On the dermal armour of Jacare and Caiman etc. Journ. Proc. Linn. Soc. IV. 1860. H. Rathke, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Crocodile. Braunschweig 1866. A. Strauch, Synopsis der gegenwärtig lebenden Crocodiliden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. X. 1866. G. A. Boulenger, Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodilians in the British Museum. London 1889. A. Voeltzkow, Beiträge

durch Schwimmhäute verbunden sind, mit bepanzerter Haut, mit Sternum abdominale und eingekeilten Zähnen, mit unbeweglichem Quadratum.

Der eidechsenartige Körper der Krokodile (Fig. 845) besitzt einen langen kompressen, vorn paarig, hinten einfach gekielten Ruderschwanz. Die Vorderfüße enden mit fünf freien, die Hinterfüße mit vier mehr oder minder durch Schwimmhäute verbundenen Zehen. Die von Hornschuppen bedeckte Haut enthält auch, besonders auf der Rückenfläche, große und zum Teil gekielte Knochentafeln.

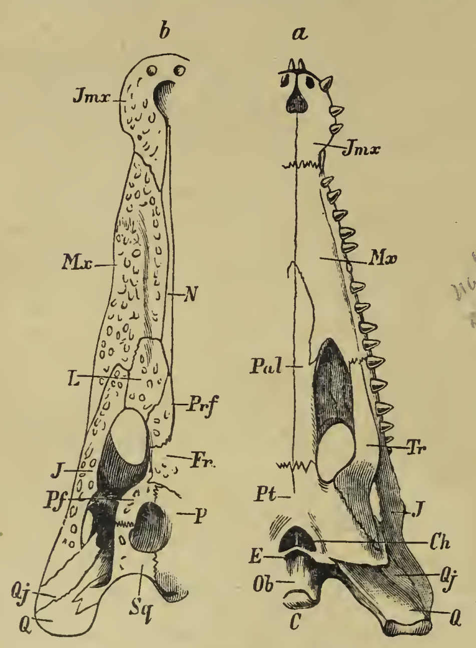


Fig. 934. Schädel vom Krokodil (nach Gegenbaur).

a Ventralansicht, *b* Dorsalansicht. *Ob* Basioccipitale, *C* Condylus occipitalis, *P* Parietale, *Fr* Frontale, *Pf* Postfrontale, *Prf* Praefrontale, *N* Nasale, *L* Lacrimale, *Sq* Squamosum, *Q* Quadratum, *Qj* Quuadratojugale, *J* Jugale, *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *Tr* Transversum, *Pt* Pterygoideum, *Pal* Palatinum, *Ch* Choanae, *E* Ostium pharyngeum tubae auditivae (Eustachii).

Der breite flache Schädel (Fig. 934) ist durch die korrodierte Beschaffenheit der Knochenoberfläche ausgezeichnet und besitzt gesonderte *Alisphenoids*, oberhalb des Jochbogens eine seitliche, ferner eine obere Schläfengrube, die durch den oberen Schläfenbogen *(Postfrontale* und *Squamosum)* lateral begrenzt wird. Die Bedachung des Schädels geschieht durch ein unpaares Scheitelbein und Stirnbein, dem sich paarige *Nasalia* anschließen. Die mit dem Schädel fest verbundenen Kiefer verlängern sich zur Bildung einer gestreckten Schnauze, an deren Spitze sich die paarigen Zwischenkieferknochen einkeilen, während die ausgedehnten Oberkiefer die Seiten der Schnauze bilden. Das *Lacrimale* ist von großer Ausdehnung. Oberkiefer und Zwischenkiefer, welche die Nasenöffnungen begrenzen, entwickeln horizontale, in der Medianlinie vereinigte Gaumenfortsätze, welche zur Bildung der vorderen Partie des harten Gaumengewölbes zusammentreten. Hinter demselben stellen Gaumen- und Flügelbeine, in medianer Nahtverbindung anliegend, ein vollkommen geschlossenes Dach der Mundhöhle her, an dessen Hinterrande die unteren, vorn vom paarigen *Vomer* umschlossenen Nasengänge münden. Die aus-

zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. XXVI. 1899—1901. F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Krokodile. Voeltzkow, Reise in Ostafrika i. d. J. 1903—1905. Bd. IV. 1906. Vgl. ferner die Schriften von Cuvier, Panizza, Parker, Brühl, Ed. van Beneden, Goette, Rabl-Rückhard, Reese, Siebenrock u. a.

schließlich auf die Kieferknochen beschränkten kegelförmigen Zähne sitzen tief in Alveolen eingekeilt und zeigen wenig komprimierte streifige Kronen. Meist tritt der vierte Zahn des Unterkiefers durch seine Größe als Fangzahn hervor und greift beim Schließen des Rachens in eine Lücke oder in einen Ausschnitt des Oberkiefers ein. Die Wirbelkörper sind procoel. Rippen finden sich auch am Hals und an den vorderen Schwanzwirbeln (Fig. 842 *c*). In der Bauchregion hinter dem Brustbein liegen Bauchrippen, ein sog. Sternum abdominale bildend (Fig. 845).

Die innere Organisation erhebt sich bei den Krokodilen am höchsten unter allen Reptilien. Die Augen besitzen senkrechte Pupillen und zwei Lider nebst Nickhaut. Die Nasenöffnungen liegen vorne an der Schnauzenspitze und können ebenso wie die weit nach hinten gerückten Ohren durch Hautklappen verschlossen werden. Die Rachenhöhle, an deren Boden eine platte, nicht vorstreckbare Zunge angewachsen ist, entbehrt der Speicheldrüsen und führt durch eine weite Speiseröhre in den rundlichen muskulösen Magen, welcher durch Form und Bildung, insbesondere durch aponeurotische Scheiben seiner muskulösen Wandung an den Vogelmagen erinnert. Auf den Magen folgt ein dünnwandiges, mit Zotten besetztes Duodenum, welches in den zickzackförmig gefalteten Dünndarm übergeht. Ein Blindsack des kurzen und weiten Dickdarmes fehlt. Letzterer mündet fast trichterförmig verengt in die Kloake, an deren Vorderwand das schwellbare unpaare Paarungsorgan seinen Ursprung nimmt. An den Anallippen und zu Seiten der Unterkieferäste münden Moschusdrüsen aus. Der Bau des Herzens (Fig. 929, 930) ist unter allen Reptilien am vollkommensten durch die strenge Sonderung einer rechten venösen und linken arteriellen Abteilung. Eine Harnblase fehlt. Als Eigentümlichkeit erwachsener Krokodile verdient die Kommunikation der Peritonealhöhle in die Kloake durch Öffnungen von sog. Peritonealkanälen hervorgehoben zu werden.

Die Krokodile leben in den Mündungen und Lagunen großer Ströme wärmerer Klimate der alten und neuen Welt und gehen zur Nachtzeit auf Raub aus. Die hartschaligen Eier werden im Sande und in Löchern am Ufer abgesetzt und vom Muttertier bis zum Ausschlüpfen der Jungen bewacht.

Fam. *Crocodilidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Gavialis gangeticus* Gm. Vorderindien. *Tomistoma (Rhynchosuchus) schlegeli* S. Müll. Malakka, Borneo, Sumatra. *Crocodilus niloticus* Laur. Afrika. *C. americanus* Laur. Florida bis Columbien. *C. porosus* Schneid. Vorderindien bis Salomonsarchipel. *Alligator mississippiensis* Daud. *(lucius* Cuv.). Nordamerika. *A. sinensis* Fauv. Yantsekiang. *Caiman sclerops* Schneid. Zentral- und Südamerika.

4. Ordnung. **Squamata (Plagiotremata).**[1]

Reptilien mit Schuppen und Schildern der Haut, mit beweglichem Quadratum, mit querer Kloakenspalte und doppeltem hinteren Begattungsorgan.

---

[1]) Tiedemann, Anatomie und Naturgeschichte der Drachen. Nürnberg 1811. G. Jan, Iconographie générale des Ophidiens. Paris 1860—1868. Fr. Leydig, Die in

1. Unterordnung. *Lacertilia,* Eidechsen. Pterygoideum in Kontakt mit dem Quadratum. Clavicula vorhanden, wenn Gliedmaßen vorhanden sind. Zunge flach. Augenlider meist beweglich. In der Regel mit Harnblase.



Fig. 935. *Pygopus (Bipes) lepidopodus* (aus règne animal). 1/2

Die Eidechsen besitzen fast durchwegs eine langgestreckte, zuweilen schlangenähnliche Gestalt. In der Regel finden sich vier Extremitäten, die indessen den Rumpf in der Regel nicht emporgehoben tragen und bei der Bewegung meist als Nachschieber wirken, übrigens auch zum Klettern *(Geckonen)* und Graben *(Scincus)* benutzt werden können und gewöhnlich mit fünf bekrallten Zehen enden. Zuweilen bleiben dieselben so kurz, daß sie dem schlangenähnlichen Körper als Stummel anliegen, an denen die Zehen gar nicht zur Sonderung gelangen *(Chamaesaura).* In anderen Fällen sind nur kleine hintere Fußstummel (*Pygopus,* Fig. 935) oder ausschließlich Vordergliedmaßen *(Chirotes)* vorhanden, oder es fehlen überhaupt äußere Gliedmaßen vollständig *(Anguis, Acontias, Ophisaurus).* Schultergürtel und Becken sind jedoch vorhanden, auch findet sich bei allen Echsen, mit Ausnahme der Amphisbaenen, wenigstens ein Rudiment des Brustbeines. Rippen fehlen nur den

Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. A. Strauch, Synopsis der Viperiden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1869. Die Schlangen des russischen Reiches. Ebendas. 1873. Bemerkungen über die Geckonidensammlung des zool. Museums St. Petersburg. Ebendas. 1873. J. de Bedriaga, Beiträge zur Kenntnis der Lacertidenfamilie. Frankfurt 1886. L. Stejneger, The Poisonous Snakes of North America. Rep. U. S. Nat. Mus. 1893. G. A. Boulenger, Catalogue of Lizards in the Collection of the British Museum. London 1885—1887. Catalogue of Snakes in the Collection of the British Museum. London 1893—1896. Fr. Werner, Prodromus einer Monographie der Chamäleonten. Zool. Jahrb. XV. 1902. Chamaeleontidae. Tierr. 27. 1911. E. Brücke, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschr. Akad. Wien. 1852. H. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839. E. Ballowitz, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter. Jena 1903. K. Peter, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse. Keibel's Normentafeln. IV. Jena 1914. M. Phisalix, Anatomie comparée de la tête et de l'appareil venimeux chez les Serpents. Ann. sc. nat. 1914. Vgl. außerdem die Schriften von Gray, Schlegel, Günther, Wenckebach, Parker, Calori, Beddard u. a.

vordersten Halswirbeln, zuweilen auch einigen Lendenwirbeln sowie den Schwanzwirbeln. Eine eigentümliche Modifikation zeigen bei *Draco* die vorderen Rippenpaare, welche sich außerordentlich verlängern und seitlichen als Flughaut verwendbaren Hautduplikaturen zur Stütze dienen.

Die Schädelkapsel (Fig. 921) reicht meist nur bis zur Orbitalgegend, wo sie unvollständig durch häutige Teile geschlossen ist, denen sich oft ein häutiges *Interorbitalseptum* anschließt. Einem stark vorspringenden Fortsatz der hinteren Schläfengegend liegt das Schuppenbein *(Squamosum)* fest an. Das hintere Ende des Oberkiefers ist häufig durch eine die Orbita umschließende Knochenbrücke *(Jugale)* mit dem hinteren Stirnbein verbunden, während von diesem ein Knochenstab, die Schläfengegend überbrückend *(Quadratojugale)*, zu dem oberen Ende des Quadratbeines verläuft.

Ein wichtiger Charakter der Eidechsen im Gegensatze zu den Schlangen beruht auf dem Mangel der Verschiebbarkeit der Kieferknochen. Zwar sind Teile des Oberkiefergaumenapparates mit dem Schädel beweglich verbunden, insbesondere die Flügelbeine, die sich den Gelenkfortsätzen des hinteren Keilbeines anlegen und meist an dem Quadratbeine artikulieren, indessen zeigen die einzelnen Knochen des Kiefer-Gaumenapparates untereinander und mit der vorderen Partie des Schädels einen festen Zusammenhang. Die Flügelbeine sind mit dem Oberkiefer durch ein *Os transversum (Ectopterygoid)* fest verbunden und dienen dem Scheitelbeine durch eine stabförmige *Columella cranii* zur Stütze (daher *Kionocrania*). An der Schädeldecke bleibt die Verbindung zwischen Scheitelbein und Hinterhaupt durch Bandmasse weich und verschiebbar. Am Schläfenbogen lenkt sich das Quadratbein beweglich ein und trägt den Unterkiefer, dessen Schenkel am Kinnwinkel in fester Verbindung stehen.

Die Bezahnung der Eidechsen bietet nach Form, Bau und Befestigung der Zähne eine weit größere Mannigfaltigkeit als bei den Schlangen, stellt sich indessen nicht so vollständig dar, indem der Gaumen niemals eine bogenförmig geschlossene innere Zahnreihe, sondern nur kleine seitliche Gruppen von Zähnen am Flügelbeine zur Entwicklung bringt. Fast immer sitzen die Zähne den Knochen unmittelbar auf, entweder am Kieferrande *(Acrodonten)* oder an der inneren Seite des Kiefers *(Pleurodonten)*. Im Gegensatze zu den übrigen Eidechsen wird bei *Tiliqua* nur je ein Zahn in jedem Kiefer gewechselt.

Die meisten Eidechsen besitzen Augenlider. Bei *Amphisbaenen* und *Geckonen* verwachsen die Augenlider wie bei den Schlangen zu einer uhrglasförmigen Kapsel. Bei den *Scinciden* kann das untere Augenlid oft wie ein transparenter Vorhang emporgezogen werden, ohne das Sehen zu verhindern. Viele Eidechsen besitzen ein Parietalauge, welches das Parietalloch des Schädels einnimmt, dessen Vorkommen mit der Entwicklung jenes Organes zusammenhängt (Fig. 921, 923).

Die äußere Körperbedeckung der Eidechsen zeigt ähnliche Verhältnisse wie die der Schlangen, jedoch in weit größerer Mannigfaltigkeit. Bald

finden sich platte oder gekielte Schuppen, die nach ihrer Form und gegenseitigen Lage als Tafelschuppen, Schindelschuppen, Wirtelschuppen unterschieden werden, bald Schilder und größere Tafeln, für deren Verteilung am Kopf sich die bei den Schlangen bestehenden Verhältnisse wiederholen. Doch kommen auch mehr unregelmäßige Erhärtungen in Form warziger Höcker vor, die der Haut ein an die Kröten erinnerndes Aussehen verleihen *(Geckoniden).* Häufig finden sich größere Hautlappen an der Kehle, Kämme am Rücken und am Scheitel, ferner Faltungen der Haut an den Seiten des Rumpfes, am Halse etc. Bei zahlreichen Eidechsen kommen drüsenähnliche Epidermoidalorgane mit sog. Porenreihen längs der Innenseite des Oberschenkels und vor dem After vor (Fig. 931).



Fig. 936.
Tarentola mauritanica. $^1/_2$

In der Regel legen die Weibchen nach vorausgegangener Begattung — in den gemäßigten Gegenden im Sommer — weichschalige, die *Geckoniden* kalkschalige Eier; viele Gattungen (so *Anguis, Chalcides*) sind lebendig gebärend. Bei den australischen Skinken *Tiliqua* und *Trachysaurus* steht der Embryo mit dem Mutterleib durch eine Dottersackplacenta, bei *Chalcides* durch eine echte Allantoisplacenta in Verbindung.

Die meisten Lacertilier sind harmlose und durch Vertilgen von Insekten und Würmern nützliche Tiere; größere Arten, wie die Leguane, werden des Fleisches halber gejagt. Bei weitem die Mehrzahl, und zwar sämtliche größeren und oft prachtvoll gefärbten Arten bewohnen die wärmeren und heißen Klimate.



Fig. 937. *Amphisbaena fuliginosa*(aus règne animal). $^1/_3$

Fam. *Geckonidae (Ascalabotae),* Geckonen. Meist kleinere Eidechsen von molchähnlicher Form, viele mit Haftlamellen auf der Unterseite der Finger und Zehen, wodurch sie auch auf glatten und überhängenden Flächen gewandt zu laufen vermögen. Die Haut häufig durch heterogene Beschuppung ausgezeichnet. Wirbel amphicoel. Parietalia getrennt. Postorbital- oder Postfrontosquamosalbögen fehlen. Zunge glatt oder mit haarförmigen Papillen. Augenlider zu einer uhrglasförmigen Kapsel verwachsen. Pupille meist vertikal. Manche Arten können Laute von sich geben. Legen kalkschalige Eier. *Stenodactylus petrii* Anders. Ohne Haftlappen. Wüsten Nordafrikas. *Hemidactylus turcicus* L. Mittelmeerländer. *Tarentola (Platydactylus) mauritanica* L. Mittelmeerländer mit Ausnahme von Westasien und Balkan (Fig. 936). *Gymnodactylus kotschyi* Stnd. Griechenland, Süditalien, Westasien. *Phyllodactylus europaeus* Géné.

Sardinien. *Gecko verticillatus* Laur. *Ptychozoon homalocephalum* Crvdt. Mit fallschirmartigem seitlichen Hautsaum. Sundainseln, Südostasien. Hier schließt sich an *Uroplatus fimbriatus* Schneid. Madagaskar.

Fam. *Pygopodidae.* Schlangenähnliche Eidechsen ohne Vordergliedmaßen, mit rudimentären, kaum merkbaren oder beschuppten flossenförmigen Hintergliedmaßen. Vereinigen Merkmale der Geckoniden, Schlangen und Varaniden. *Pygopus lepidopodus* Lac. Australien, Tasmanien (Fig. 935). *Lialis burtoni* Gray. Australien, Neuguinea.

Fam. *Agamidae.* Boden- oder baumbewohnende Eidechsen der alten Welt, oft durch Kehlsäcke und Rückenkämme ausgezeichnet. Gebiß akrodont, häufig deutlich in Schneide-, Eck- und Backenzähne differenziert. Supratemporalgrube nicht überdacht. Zunge dick. *Draco volans* L. Sundainseln. *Calotes ophiomachus* Merr. *C. versicolor* Daud. Trop. Asien. *Agama (Stellio) stellio* L. Hardun. Türkei, Cykladen, Westasien, Ägypten. *Chlamydosaurus kingi* Gray, Kragenechse. Australien. *Lophura amboinensis* Schloss. Amboina, Celebes, Java. *Uromastix spinipes* L., Dornschwanzeidechse. Ägypten. *Moloch horridus* Gray. Mit sehr starken Stacheln und kleiner Mundöffnung. Australien.

Fam. *Iguanidae.* Den Agamiden sehr ähnliche, boden- oder baumbewohnende Eidechsen, jedoch pleurodont. Gehören Amerika, Madagaskar und den Fidschiinseln an. *Iguana tuberculata* Laur., Leguan. Zentral- und Südamerika. *Basiliscus vittatus* Wgm. Zentralamerika. *Phrynosoma orbiculare* Wgm. Mexiko.

Fam. *Zonuridae,* Wirtelschleichen. Bodenbewohnende, gedrungene oder mehr schlangenähnliche Eidechsen, mit wirtelig angeordneten Schuppen und einer Seitenfalte längs des Körpers, die mit sehr kleinen Schuppen bekleidet ist. Schläfengrube überdacht. *Zonurus cordylus* L. Kap. *Chamaesaura anguina* Cuv. Südafrika.

Fam. *Anguidae.* Mit wohlentwickelten Beinen versehene oder fußlose, schlangenähnliche Eidechsen, zumeist mit gekrümmten Fangzähnen. In der Cutis knöcherne Schilder. *Ophisaurus (Pseudopus) apus* Pall., Scheltopusik. Körper mit Seitenfalte. Mit sehr kleinen Rudimenten der Hinterextremität. Südosteuropa, Westasien. *O. ventralis* L. Nordamerika. *Anguis fragilis* L., Blindschleiche. Europa, Westasien. *Gerrhonotus* Wgm. Mit wohlentwickelten Beinen. Nord- und Zentralamerika.

Fam. *Helodermatidae.* Mit Postorbital-, aber ohne Postfrontosquamosalbogen. *Heloderma horridum* Wgm. Mit gefurchten Zähnen und Giftdrüsen im Unterkiefer. Mexiko.

Fam. *Varanidae.* Große Eidechsen mit langem Kopf und Hals, starken Füßen und langem Schwanz. Postorbitalbogen unvollständig, Schläfengrube nicht überdacht. Zunge tief gespalten, in eine Scheide zurückziehbar. Sind Raubtiere. *Varanus griseus* Daud. Erdvaran. Wüsten Nordafrikas bis Ostindien. *V. (Monitor) niloticus* Laur., Nilvaran. Afrika. *V. salvator* Laur. Ostindien, Ceylon.

Fam. *Tejidae.* Amerikanische Eidechsen von varanus- bis schlangenähnlichem Habitus. Zunge mit schuppenförmigen, geschindelten Papillen oder schiefen Falten. Schläfengrube nicht überdacht. *Tupinambis teguixin* L., Teju. Brasilien. *Ameiva surinamensis* Laur. Nördl. Südamerika. *Tejus teyou* Daud. Südamerika.

Fam. *Amphisbaenidae.* Körper langgestreckt, wurmförmig. Haut schuppenlos, durch Längs- und Querfurchen gefeldert. Augen klein, Lider eine uhrglasförmige Kapsel bildend. Schnauze vorspringend. Gliedmaßen fehlen, oder es sind rudimentäre Vorderbeine *(Chirotes)* vorhanden. Schwanz kurz, abgerundet. Degenerierte Abkömmlinge der Tejiden ohne Columella cranii, ohne Schläfenbogen, ohne Interorbitalseptum, mit unpaarem Zwischenkiefer. Leben unterirdisch. *Blanus cinereus* Vand. Spanien, Portugal. *Amphisbaena alba* L. *A. fuliginosa* L. Südamerika (Fig. 937). *Chirotes canaliculatus* Bonnat. Mexiko.

Fam. *Lacertidae.* Meist kleinere, stets mit wohlentwickelten Gliedmaßen versehene Eidechsen der alten Welt. Schläfenbogen vorhanden. Schläfengrube überdacht.

Zwischenkiefer unpaar. *Lacerta agilis* L., Zauneidechse. Europa. *L. viridis* Laur., Smaragdeidechse. Europa, Westasien. *L. muralis* Laur., Mauereidechse. Mit zahlreichen Varietäten. Mittel- und Südeuropa, Westasien, Nordafrika. *L. vivipara* Jacq. Nördl. und mittl. Europa, Nordasien. *L. ocellata* Daud., Perleidechse. Pyrenäenhalbinsel, Südfrankreich, Nordwestafrika. *Algiroides nigropunctatus* D. B. Krain, Istrien bis Griechenland.

Fam. *Scincidae,* Wühlechsen. Eidechsen von geringer Größe mit paarigem Zwischenkiefer und meist cycloiden Schuppen. Bei vielen sind die Gliedmaßen rudimentär oder ganz rückgebildet. Häufig lebendig gebärend. *Trachysaurus rugosus* Gray, Stutzechse. Australien. *Tiliqua (Cyclodus) scincoides* White, Riesenskink. Australien. *Scincus scincus* L. (*officinalis* Laur.), Apothekerskink, mit schaufelförmiger Schnauze und Grabfüßen. Sandwüsten von Nordafrika (Fig. 938). *Chalcides ocellatus* Forsk. Südosteuropa, Nordafrika, Westasien. *Ch. (Seps) tridactylus* Laur. Italien, Nordafrika. *Ablepharus pannonicus* Fitz., Natterauge. Südosteuropa, Westasien.

2. Unterordnung. *Rhiptoglossa.* Baumlebende, altweltliche Squamaten mit kantigem Kopf und Greiffüßen, deren Zehen zu zwei und drei verwachsen sind. Mit Greifschwanz. Zunge wurmförmig vorschnellbar. Auge mit kreisrundem Lide. Parietalia unbeweglich mit dem Occipitale verbunden. Pterygoideum das Quadratum nicht erreichend. Clavicula fehlt. Gebiß akrodont. Alle durch Farbenwechsel ausgezeichnet.

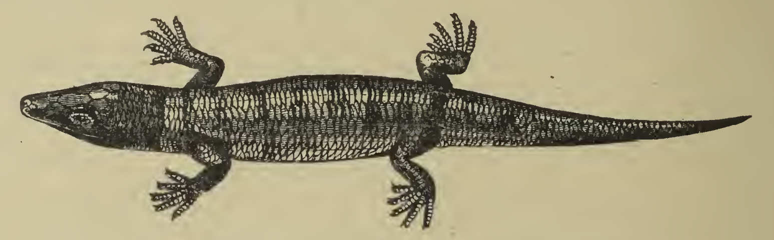


Fig. 938. *Scincus scincus (officinalis)* (aus règne animal). 1/2

Fam. *Chamaeleontidae.* Mit den Charakteren der Unterordnung. *Chamaeleon chamaeleon* L. (*vulgaris* Daud.), gemeines Chamäleon. Südl. Mittelmeerländer. *Ch. pumilus* Daud. Lebendig gebärend. Kap. *Brookesia superciliaris* Kuhl, Madagaskar. *Rhampholeon spectrum* Buchh. Kamerun.

3. Unterordnung. *Ophidia,* Schlangen. Fußlose Squamaten ohne Schultergürtel, mit zweispaltiger Zunge mit Scheide, meist mit überaus verschiebbaren Kiefer- und Gaumenknochen, mit zu einer uhrglasförmigen Kapsel verwachsenen Augenlidern, ohne Paukenhöhle und Harnblase.

Die Charaktere der Schlangen beruhen auf dem Mangel von Extremitäten und auf der oft erstaunlichen Erweiterungsfähigkeit der Mundhöhle. Indessen ist eine scharfe Abgrenzung von den Eidechsen nicht möglich. Rudimente von hinteren Extremitäten finden sich bei den *Boiden* und *Ilysiiden* an der Schwanzwurzel und tragen bei ersteren häufig eine kegelförmige, zur Seite des Afters hervorstehende Kralle. Bei *Opoterodonten* sind noch Beckenknochen vorhanden. Schultergürtel und Teile der Vorderextremitäten kommen jedoch nie vor.

Am Schädel der Schlangen (Fig. 939) fehlt eine Überbrückung der Schläfengegend. Die Schädelhöhle ist sehr langgestreckt, die vorderen und mittleren Teile ihrer Seitenwand werden durch absteigende Flügelfortsätze der Scheitel- und Stirnbeine gebildet. Kiefer- und Gaumenknochen, durch ein *Transversum* verbunden, zeigen eine so vollkommene Verschiebbarkeit, daß die Mundhöhle die Fähigkeit einer beträchtlichen Erweiterung erhält. Das Quadratbein lenkt sich äußerst beweglich an dem das *Squamosum* vertretenden *Supratemporale* ein, welches ebenfalls meist beweglich am Hinterhaupte angeheftet ist. Ebenso beweglich wie die Teile des Oberkiefergaumenapparates erweisen sich die beiden Äste des Unterkiefers, welche, am Kinnwinkel durch ein Band verbunden, eine sehr bedeutende seitliche Verschiebung zulassen. Die Kieferbewaffnung wird von zahlreichen, nach hinten gekrümmten Fangzähnen gebildet, welche den Unterkiefer in einfacher, den Oberkiefergaumenapparat meist in doppelter, mehr oder minder vollständig besetzter Bogenreihe bewaffnen und vornehmlich beim Verschlingen der Beute als Widerhaken wirken. Auch im Zwischenkiefer können Hakenzähne vorkommen *(Python)*. Nur bei den Engmäulern *(Opoterodonten)* beschränken sich die Zähne auf Oberkiefer oder Unterkiefer. Außer diesen soliden Hakenzähnen kommen im Oberkiefer zahlreicher Schlangen gefurchte oder von einem an der Vorderwand des Zahnes (an

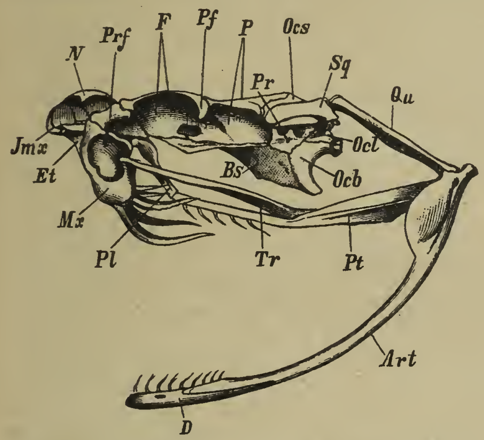


Fig. 939. Kopfskelet von *Crotalus horridus*.
Ocb Basioccipitale, *Ocl* Occipitale laterale, *Ocs* Supraoccipitale, *Pr* Prooticum, *Bs* Basisphenoideum, *Sq* Supratemporale, *P* Parietale, *F* Frontale, *Pf* Postfrontale, *Prf* Praefrontale, *Et* Ethmoideum impar, *N* Nasale, *Qu* Quadratum, *Pt* Pterygoideum, *Pl* Palatinum, *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *Tr* Transversum (Ectopterygoideum), *D* Dentale, *Art* Articulare des Unterkiefers.

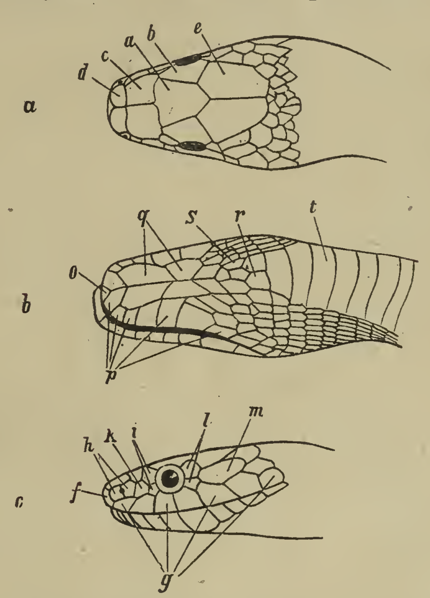


Fig. 940. *a* Dorsale Ansicht, *b* ventrale Ansicht des Kopfes von *Coluber longissimus (aesculapii)*, *c* Seitenansicht des Kopfes von *Tropidonotus viperinus* (nach E. Schreiber).
a Stirnschild, *b* Brauenschilder, *c* vordere Stirnschilder, *d* Zwischennasenschilder, *e* Scheitelschilder, *f* Rüsselschild, *g* Oberlippenschilder, *h* Nasenschild, *i* vordere Augenschilder, *k* Zügelschild, *l* hintere Augenschilder, *m* Schläfenschild, *o* Kinnschild, *p* Unterlippenschilder, *q* Rinnenschilder, *r* Kehlschild, *s* Kehlschuppen, *t* Bauchschilder.

seiner Basis und vor der Spitze) sich öffnenden Kanale durchbohrte Giftzähne vor, deren Basis mit dem Ausführungsgange einer Giftdrüse in Verbindung steht und das ausfließende Sekret derselben fortleitet (Fig. 926). Häufig enthält der sehr verkümmerte Oberkiefer jederseits nur einen einzigen großen, durchbohrten Giftzahn, dem aber stets noch größere und kleinere Ersatzzähne anliegen *(Solenoglyphen).* Selten treten gefurchte Giftzähne in größerer Zahl auf und sitzen entweder ganz vorne *(Proteroglyphen)* oder hinter einer Reihe von Hakenzähnen im Oberkiefer *(Opisthoglyphen).* In beiden Fällen ist der Oberkiefer größer als bei den *Solenoglyphen,* dagegen erlangt derselbe bei den Schlangen, welche der Giftzähne entbehren *(Aglyphodonten),* den größten Umfang und die reichste Bezahnung. Während die gefurchten Giftzähne unbeweglich befestigt sind, richten sich die durchbohrten Giftzähne mitsamt dem Kiefer, dem sie aufsitzen, beim Öffnen des Mundes auf und werden im Momente des Bisses in das Fleisch der Beute eingeschlagen. Gleichzeitig fließt das Sekret der Giftdrüse, durch den Druck der Schläfenmuskeln ausgepreßt, in die Wunde ein und veranlaßt, mit dem Blute in Berührung gebracht, den raschen Eintritt des Todes.

Die als Schuppen, Schilder und Schienen auftretenden Horngebilde der Haut wechseln nach Form, Zahl und Anordnung mannigfach. Während die Rückenfläche des Rumpfes durchweg mit glatten oder gekielten Schuppen bekleidet ist, kann der Kopf sowohl von Schuppen, als von Schildern und Tafeln bedeckt sein, welche ähnlich wie bei den Eidechsen nach der besonderen Lage als Stirn-, Scheitel-, Hinterhauptschilder, ferner als Zwischennasen-, Nasen-, Augen-, Zügel-, Schläfen- und Lippenschilder unterschieden werden (Fig. 940). Als den meisten Schlangen eigentümlich mögen die Schilder der Kinnfurche, die Rinnenschilder, hervorgehoben werden. Am Bauche finden sich meist breite Schilder, die wie Querschienen den Rumpf bekleiden, doch können auch hier Schuppen und kleine mediane Schilder vorkommen; die Unterseite des Schwanzes wird dagegen in der Regel von einer paarigen, seltener von einer einfachen Reihe von Schildern bedeckt. Die Schlangen häuten sich mehrmals im Jahre, indem sie das Stratum corneum der Oberhaut in toto abstreifen.

Die innere Organisation entspricht dem langgestreckten Bau. Ein langer und dehnbarer dünnhäutiger Schlund führt in den sackförmig erweiterten Magen, auf welchen ein verhältnismäßig kurzer Dünndarm folgt. Der Kehlkopf erscheint außerordentlich weit nach vorne gerückt. Die linke Lunge ist kleiner oder fehlt, während die um so mächtiger entwickelte rechte Lunge an ihrem Ende ein schlauchförmiges Luftreservoir bildet, mitunter (z. B. *Viperidae*) ist noch eine große vordere, bis zur Kehlgegend reichende Tracheallunge vorhanden. Dem statischen Organe (Gehörorgane) fehlen Trommelfell und Paukenhöhle. Das Auge wird von einer aus den verwachsenen Lidern hervorgegangenen durchsichtigen, uhrglasförmigen Kapsel bedeckt und hinter dieser von der Tränenflüssigkeit bespült. Die

gabelig gespaltene Zunge dient als Tastorgan und ist von einer Scheide umschlossen, aus der sie selbst bei geschlossenem Munde durch einen Einschnitt der Schnauzenspitze weit vorgestreckt werden kann. Am Harnapparat fehlt die Harnblase.

Die Schlangen bewegen sich vornehmlich durch seitliche Krümmungen. Die zahlreichen Wirbel tragen am Rumpfe fast durchweg Rippen und werden durch freie Kugelgelenke ihrer konkav-konvexen Körper sowie durch horizontale Gelenkflächen der Querfortsätze in der Art verbunden, daß die Bewegung durch Krümmung in horizontaler Ebene erfolgt, ohne daß aber dorsoventrale Bewegungen ausgeschlossen sind. Auch stehen die Rippen in freier Gelenkverbindung mit den Wirbelkörpern und können in der Längsrichtung vor- und zurückgezogen werden, Bewegungen, welche die Lokomotion wesentlich unterstützen. Durch abwechselndes Vorschieben der Rippen und Nachziehen der durch Muskeln sowohl miteinander, als mit den Rippen verbundenen Bauchschilder laufen die Schlangen in gewissem Sinne auf den äußersten Spitzen ihrer an Hautschildern befestigten Rippen.

Die Schlangen ernähren sich ausschließlich von lebenden Tieren, die sie im Schusse überfallen, töten und ohne Zerstückelung in toto verschlingen. Während die Speicheldrüsen ihr reichliches Sekret ergießen, welches die Oberfläche der zu bewältigenden Beute schlüpfrig macht, und der Kehlkopf zwischen den Kieferästen zur Unterhaltung der Atmung hervortritt, haken sich die Kieferzähne abwechselnd fortschreitend immer weiter ein und es zieht sich gewissermaßen Mund und Schlund allmählich über die Beute hin. Nach Vollendung des anstrengenden Schlinggeschäftes tritt eine Abspannung aller Kräfte ein, es folgt eine Zeit träger Ruhe, während welcher die sehr langsame, aber vollständige Verdauung vonstatten geht.



Fig. 941.
Typhlops lumbricalis (aus règne animal). $^1/_3$

Die Fortpflanzung geschieht nach vorausgegangener Begattung in der Regel durch Ablage wenig zahlreicher großer Eier, in denen die Embryonalentwicklung schon weit vorgeschritten sein kann. Indessen gibt es auch lebendig gebärende Schlangen, z. B. die Seeschlangen und die Vipern.

Die meisten durch Größe und Schönheit der Farben ausgezeichneten Arten gehören den wärmeren Zonen an, nur kleine Formen reichen bis in die nördlichen gemäßigten Klimate. Viele Schlangen besuchen gern das Wasser und sind wahrhaft amphibiotisch. Andere bewegen sich größtenteils auf Bäumen und Gesträuchen oder auf sandigem Erdboden, andere

ausschließlich im Meere. In den gemäßigten Ländern verfallen sie in eine Art Winterschlaf, in den heißen halten sie zur Zeit der Trocknis einen Sommerschlaf.

1. Sektion. *Opoterodonta,* Wurmschlangen. Meist kleine Schlangen mit nicht erweiterungsfähiger enger Mundspalte, mit kurzem, dickem Schwanz. Augen rudimentär, oft äußerlich nicht bemerkbar. Ohne Transversum (Ectopterygoid), Pterygoideum nicht bis zum Quadratum oder Palatinum reichend. Supratemporale fehlt, ebenso ein Coronoideum des Unterkiefers. Spuren des Beckens vorhanden.

Fam. *Typhlopidae.* Oberkiefer vertikal beweglich, bezahnt, Unterkiefer zahnlos. Schwanz oft in einen Stachel endigend. *Typhlops vermicularis* Merr. Griechenland, Westasien. *T. punctatus* Leach. Trop. Afrika. *T. lumbricalis* L. Westindien (Fig. 941).

Fam. *Glauconiidae.* Oberkiefer unbeweglich verbunden, zahnlos, Unterkiefer bezahnt. *Glauconia cairi* D. B. Nordostafrika.

2. Sektion. *Boaeformia.* Transversum (Ectopterygoid) vorhanden, beide Kiefer bezahnt. Mit Coronoideum am Unterkiefer.

Fam. *Boidae.* Rudimente von Hinterextremitäten mit einer Kralle vorhanden. Supratemporale groß, das Quadratum an demselben aufgehängt. Hierher gehören die größten Schlangen (Riesenschlangen). *Eunectes murinus* L., Anakonda. Südamerika. *Python reticulatus* Schneid. Südostasien. *P. molurus* L., Tigerschlange. Vorderindien. *Boa constrictor* L. Zentral- und Südamerika. *Eryx jaculus* L., Sandschlange. Nordafrika, Westasien, Griechenland, Türkei.

Fam. *Ilysiidae.* Supratemporale klein. Rudimente von hinteren Extremitäten vorhanden. Kleinere, kurz- und stumpfschwänzige Schlangen mit stark irisierenden glatten Schuppen. *Ilysia (Tortrix) scytale* L. Südamerika. *Cylindrophis rufus* Laur. Südostasien, Sundainseln.

Fam. *Uropeltidae.* Rudimente von Hinterextremitäten fehlen, ebenso das Supratemporale. Kleine, spitzköpfige Schlangen mit kleinen Augen und abgestutztem, eigentümlich beschupptem Schwanz. Mit stark irisierenden Schuppen. *Rhinophis trevelyanus* Kelaart, *Uropeltis grandis* Kelaart. Ceylon.

3. Sektion. *Colubriformia.* Pterygoideum das Quadratum oder den Unterkiefer erreichend. Oberkiefer horizontal. Coronoideum des Unterkiefers fehlt. Supratemporale vorhanden.

Fam. *Colubridae.* Mit den Merkmalen der Sektion.

Aglyphodont (durchwegs mit soliden Zähnen, ohne Giftzähne): *Tropidonotus natrix* L., Ringelnatter. *T. tesselatus* Laur., Würfelnatter. Europa, Westasien. *T. viperinus* Latr. Südwesteuropa. *Zamenis gemonensis* Laur. (*viridiflavus* Lac.) Südeuropa, Westasien. *Coluber longissimus* Laur. (*aesculapii* Host), Äskulapnatter. Südeuropa, Österreich, Deutschland. *Coronella austriaca* Laur., Glattnatter, ovovivipar. Europa, Westasien. *Dendrophis pictus* Gm., Baumschlange. *Acrochordus javanicus* Hornst., Warzenschlange. Trop. Asien. *Dasypeltis scabra* L. Gebiß schwach, Speiseröhre von unteren Fortsätzen der 27 ersten Wirbel durchbohrt. Lebt von Vogeleiern, die durch die erwähnten Wirbelfortsätze geöffnet werden. Afrika.

Opisthoglyph (mit einem oder mehreren, meist stark verlängerten, gefurchten Giftzähnen zu hinterst im Oberkiefer): *Tarbophis fallax* Fleischm., Katzenschlange. Südosteuropa, Westasien. *Coelopeltis monspessulana* Herm. (*lacertina* Wagl.), Eidechsennatter. Mittelmeerländer. *Dryophis prasinus* Boie, grüne Baumschlange. Trop. Asien. *Dipsadomorphus (Dipsas) dendrophilus* Reinw. Sundainseln.

Proteroglyph (mit gefurchten Giftzähnen vorn im Oberkiefer, mitunter auch im Unterkiefer): *Naja tripudians* Merr., Brillenschlange. Mit brillenähnlicher Zeichnung auf der Dorsalseite des zu einer flachen Scheibe ausdehnbaren Halses. Trop. Asien. *N. haje* L., Schlange der Kleopatra. Afrika. *N. bungarus* Schl. Größte Giftschlange.

Südostasien. *N. nigricollis* Rhdt., Speischlange. Trop. Afrika. *Bungarus fasciatus* Schneid. Südostasien. *Elaps corallinus* Wied, Korallenschlange. Südamerika (Fig. 942). *E. fulvius* L. Nordamerika. *Acanthophis antarctica* Shaw, Stachelotter. Australien, Neuguinea. *Hydrus platurus* L. (*Pelamis bicolor* Schneid.). Mit seitlich kompressem Körper (Fig. 943). *Platurus colubrinus* Schneid. Beide marine Schlangen. Ind. Paz. Oz.

4. Sektion. *Amblycephalidiformia.* Oberkiefer horizontal, nach hinten gegen das Palatinum konvergierend. Das Pterygoideum weder das Quadratum noch den Unterkiefer erreichend. Schnecken fressende, baumlebende Dämmerungsschlangen mit großen Augen, ohne Kinnfurche.

Fam. *Amblycephalidae.* Mit den Merkmalen der Sektion. *Amblycephalus carinatus* Boie. Java. *Leptognathus catesbyi* Sentzen, *Dipsas bucephala* Laur. Brasilien.



Fig. 942. *Elaps corallinus* (aus règne animal). $^1/_2$



Fig. 943. *Hydrus platurus* (aus règne animal). $^1/_4$

5. Sektion. *Solenoglypha.* Oberkiefer sehr kurz, vertikal an dem langen Transversum (Ectopterygoid) aufrichtbar, mit einem langen, hohlen, gekrümmten Giftzahn nebst Ersatzzähnen (Fig. 939). Plump gebaute, vorwiegend nächtliche Giftschlangen mit triangulärem, meist beschupptem oder kleinbeschildertem Kopf und verhältnismäßig kurzem Schwanz. Schuppen gekielt.

Fam. *Viperidae.* Mit den Charakteren der Sektion. *Causus rhombeatus* Lcht. Trop. Afrika. *Vipera ursinii* Bp., Spitzkopfotter. Niederösterreich, südl. Europa. *V. berus* L., Kreuzotter. Europa, Nordasien. *V. aspis* L. Südwestl. Europa. *V. ammodytes* L., Sandviper. Mit beschupptem, weichem Horn auf der Schnauze. Balkanhalbinsel, südl. Österreich, Westasien. *Bitis arietans* Merr., Puffotter. Trop. u. südl. Afrika. *Cerastes cornutus* Forsk., Hornviper. Mit einem Horn über jedem Auge. Nordafrika, Syrien. *Echis carinata* Schneid., Efaschlange. Nordafrika bis Nordindien. Durch eine tiefe Grube (Fig. 926) zwischen Nasenloch und Auge ausgezeichnet (Grubenottern): *Crotalus terrificus* Laur., Nordamerika, Brasilien. *C. horridus* L., Nordamerika.

Klapperschlangen. Mit aus differenzierten Hornschuppen hervorgegangener Klapper am Schwanzende. *Lachesis lanceolatus* L., Lanzenschlange. Martinique, Südamerika. *L. (Bothrops) atro* L. Süd- und Zentralamerika. *Ancistrodon piscivorus* L., Wassermokassinschlange. Nordamerika. *A. halys* Pall. Südrußland, Mittelasien.

V. Klasse. **Aves, Vögel.**[1])

Homöotherme befiederte Wirbeltiere mit vollständig in zwei Kammern und zwei Vorkammern getrenntem Herzen, mit zu Flügeln ausgebildeten Vorderextremitäten, eierlegend, Embryonen mit Amnion und Allantois.

Im Gegensatze zu den wechselwarmen Vertebraten besitzen Vögel und Säugetiere eine hohe Eigenwärme ihres Blutes, die sich trotz der wechselnden Temperatur des äußeren Mediums ziemlich konstant erhält. Die hohe Eigenwärme setzt eine größere Energie des Stoffwechsels voraus. Die Flächen sämtlicher vegetativer Organe, so Lunge, Niere und Darmkanal, besitzen bei den Warmblütern (homöothermen Tieren) einen relativ (bei

---

[1]) Außer Temminck, v. Baer, Remak vgl. F. Tiedemann, Zoologie II, III. Anatomie- und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810—1814. T. H. Huxley, On the Classification of Birds. London 1867. H. E. Dresser, A History of Birds of Europe. 8 Bde. London 1871—1881. Suppl. 1895—1896. J. A. Palmén, Ueber die Zugstraßen der Vögel. Leipzig 1876. Catalogue of the Birds in the British Museum by Sharpe u. a. 27 Vls. London 1874—1895. M. Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. 2 Tle. Amsterdam 1888. W. K. Parker, On the Morphology of the Duck and the Auk tribes. Irish Acad. 1890. T. J. Parker, Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Phil. Transact. London 1891—1892. H. Gadow u. E. Selenka, Vögel. Bronn's Class. u. Ordn. d. Thierr. Leipzig 1891—1893. F. E. Beddard, The Structure and Classification of Birds. London 1898. V. Häcker, Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biolog. Grundlagen. Jena 1900. A. Dubois, Synopsis Avium. Nouveau Manuel d'Ornithologie. Bruxelles. 2 Bde. 1899—1904. Naumann, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. 12 Bde., herausg. v. C. Hennicke, Gera-Untermhaus. E. Hartert, Die Vögel der palaearktischen Fauna. Berlin 1903—1916 (i. weiter. Erschein. begr.). Brehms Thierleben. Vögel. 4. Aufl. Leipzig 1911. M. Duval, Atlas d'Embryologie. Paris 1889. N. Nassonow, Zur Entwicklungsgeschichte des afrikanischen Strausses. (Russ.) Arbeit. Zool. Kab. Universität Warschau. 1894—1896. J. Schaffer, Über die Sperrvorrichtung an den Zehen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXIII. 1903. G. Fischer, Vergleichend-anatom. Untersuchungen über den Bronchialbaum der Vögel. Zoologica XLV. 1905. E. Mascha, Über die Schwungfedern. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXVII. 1904. W. Rothschild, Extinct Birds. London 1907. Fr. Eilh. Schulze, Über die Luftsäcke der Vögel. Verhandl. VIII. Internat. Zool.-Kongr. 1911. A. Juillet, Recherches etc. sur le poumon des Oiseaux. Arch. Zool. expér. 1912. S. Ekman, Sind die Zugstraßen der Vögel die ehemaligen Ausbreitungsstraßen der Arten? Zool. Jahrb. XXXIII. 1912. G. Kniesche, W. Spöttel, Über die Farben der Vogelfedern. Ebendas. XXXVIII. 1914. B. Müller, The Air-Sacs of the Pigeon. Smithson. Misc. Coll. L. 1908. Vgl. außerdem die Arbeiten von Joh. Müller, Sappey, Campana, Kölliker, Nitzsch, Strasser, Suschkin, Pycraft, Mitchell, Menzbier, Buri, Baer, Swenander, Shufeldt, Cords, Schauinsland, Dixon, H. Rabl, Botezat, Franz, Reichenow, Defant, Clarke u. a.

gleichem Körpervolum) größeren Umfang als bei den Kaltblütern, die Verrichtungen der Verdauung, Blutbereitung, Zirkulation und Respiration steigern sich zu weit höherer Energie. Bei dem Bedürfnisse reichlicher Nahrung nehmen die Prozesse des vegetativen Lebens einen rascheren Verlauf, und wie zu ihrer eigenen Unterhaltung die hohe und gleichmäßige Temperatur des Blutes notwendige Bedingung ist, so erscheinen sie selbst als die Hauptquelle der erzeugten Wärme. Da die Wärmeverluste bei sinkender Temperatur des äußeren Mediums größer werden, so müssen sich die Verrichtungen der vegetativen Organe in der kälteren Jahreszeit und in nördlichen Klimaten bedeutend steigern.

Neben der stetigen Zufuhr neuer Wärmemengen kommt für die Erhaltung der konstanten Temperatur des Warmblüters noch ein zweites Moment in Betracht, der durch die Körperbedeckung verliehene Wärmeschutz. Während die wechselwarmen Wirbeltiere eine nackte oder bepanzerte Haut besitzen, tragen die Vögel und Säugetiere eine aus Federn und Haaren gebildete, mehr oder minder dichte Bekleidung, welche die Ausstrahlung der Wärme in hohem Grade beschränkt. Dagegen entwickeln die großen Wasserbewohner mit spärlicher Hautbekleidung unter der Cutis mächtige Fettlagen als wärmeschützende und zugleich hydrostatische Einrichtungen.

Überall besteht zwischen den Faktoren, welche die Wärmeableitung begünstigen, und den Bedingungen des Wärmeschutzes und der Wärmebildung ein Wechselverhältnis komplizierter Art, welches die Ausgleichung der verlorenen und gewonnenen Wärme zur Folge hat. Einige Säugetiere vermögen nur für beschränkte Grenzen der schwankenden Temperatur ihre Eigenwärme zu bewahren; dieselben erscheinen gewissermaßen als unvollkommen homöotherm und verfallen bei zu großer Abkühlung in einen Zustand fast bewegungsloser Ruhe und herabgestimmter Energie aller Lebensverrichtungen, in den sog. Winterschlaf. In der Klasse der Vögel, deren Organisationsverhältnisse und höhere Eigenwärme keine Unterbrechung oder Beschränkung der Lebensverrichtungen gestatten, finden wir kein Beispiel von Winterschläfern, dagegen haben die geflügelten Warmblüter über zahlreichere Mittel der Wärmeanpassung zu verfügen; insbesondere setzt sie die Schnelligkeit der Flugbewegung in den Stand, vor Beginn der kalten Jahreszeit ihre Wohnplätze zu verlassen und in nahrungsreichere wärmere Gegenden zu ziehen. Die gemeinsamen, über weite Länderstrecken ausgedehnten Wanderungen der Zugvögel treten gewissermaßen an die Stelle des ausfallenden Winterschlafes; bei den Säugetieren, deren Organisation einen Winterschlaf zuläßt, sind den Zügen der Vögel vergleichbare Wanderungen außerordentlich selten.

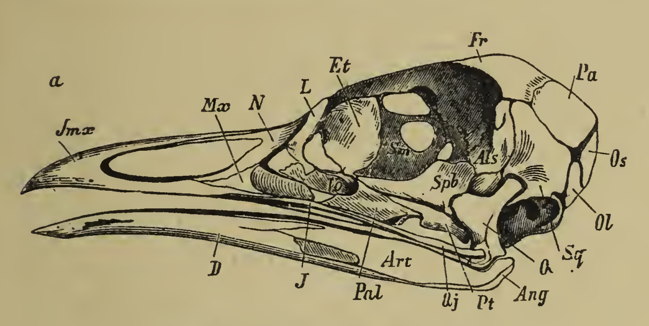
Die wesentlichste Eigentümlichkeit der Vögel, auf welche sich eine Reihe von Charakteren sowohl der äußeren Erscheinung als der inneren Organisation zurückführen läßt, ist die Flugfähigkeit. Dieselbe bedingt im Zusammenhang mit diesen Charakteren sowohl den scharfen Abschluß, als

auch die verhältnismäßig große Einförmigkeit dieser Wirbeltierklasse, welche in der gegenwärtigen Lebewelt ohne Verbindungsglieder dasteht. Dagegen sind aus dem Solnhofener lithographischen Schiefer Reste *(Archaeopteryx lithographica)* von Tieren *(Saururae)* bekannt geworden, bei denen Charaktere der echten Vögel *(Ornithurae)* mit solchen der Eidechsen vereinigt erscheinen (Fig. 7). Für dieselben ist in erster Linie der Besitz eines langen, aus 20 Wirbeln bestehenden Schwanzteiles der Wirbelsäule charakteristisch, an welchem die Federn zweizeilig angeordnet waren, so daß je ein Paar einem Wirbel angehörte; Hals- und Rückenwirbel waren amphicoel. Der Kopf war ein Vogelkopf und trug im Ober-, Zwischen- und Unterkiefer Zähne. Die hintere Extremität hatte den Bau des Vogellaufes, die Hand jedoch nicht die Umbildung wie bei den Vögeln erfahren, sondern bestand aus drei mit Krallen bewaffneten, noch frei beweglichen Fingern, ohne Verwachsung der Mittelhandknochen. Leider konnte über das Verhalten des Brustbeines nichts Sicheres ermittelt werden. Dazu kamen auch noch wesentliche Besonderheiten in der Gestaltung des Rumpfes und Beckens. Die Rippen waren sehr schwach und ohne Processus uncinati. Auch waren feine Bauchrippen vorhanden. Das Sacrum umfaßte nur 5—6 Wirbel, zu denen noch zwei freie Lendenwirbel hinzukamen. Die vordere Extremität war noch neben der hinteren zur Bewegung am Boden und zum Klettern verwendet, und der Flug muß ein unbeholfener Flatterflug gewesen sein, der leicht in einen Fallschirmflug überging (Stellwaag).

Wohl ist es sicher, daß die *Saururae* eine den *Ornithurae* nahestehende Vogelgruppe vorstellen; indessen ist doch, nach den bisher bekannt gewordenen Befunden von *Archaeopteryx* zu schließen, der Gegensatz beider Abteilungen ein recht bedeutender und es ist keineswegs erwiesen, daß die ersteren ein direktes Glied in der Stammesentwicklung der Ornithuren repräsentieren. Die Besonderheiten in der hohen Spezialisierung von Flügel und Schwanz im Zusammenhang mit zahlreichen anderen Eigentümlichkeiten des Skelets machen es wahrscheinlich, daß die *Saururae* eine inadaptive Seitenlinie des Vogelstammes repräsentieren.

Die gesamte Körpergestalt des Vogels entspricht den beiden Hauptformen der Bewegung, dem durch die vordere Extremität vermittelten Fluge und dem ausschließlich durch das hintere Gliedmaßenpaar bewirkten Gehen und Hüpfen auf dem Erdboden. Bei dieser letzteren Bewegung stützt sich der eiförmige Rumpf in schräg horizontaler Lage auf die beiden säulenartig erhobenen hinteren Extremitäten, deren Fußfläche einen verhältnismäßig umfangreichen Raum umspannt. Nach hinten setzt sich der Rumpf in einen kurzen rudimentären Schwanz fort, dessen letztes Wirbelstück einer Gruppe von steifen Steuer- oder Schwanzfedern zur Stütze dient, nach vorne in einen langen beweglichen Hals, auf welchem ein leichter rundlicher Kopf mit vorstehendem hornigen Schnabel balanziert. Die Flügel liegen in der Ruhe zusammengefaltet den Seitenteilen des Rumpfes an.

Wie in der besonderen Gestaltung sämtlicher Organsysteme Beziehungen zur Erleichterung der fortzubewegenden Körpermasse nachzuweisen sind, so erscheint besonders für den Bau des Knochengerüstes die Herabsetzung des Gewichtes maßgebend. Dieselbe wird erreicht durch die *Pneumatizität.* Die Knochen enthalten Lufträume, welche durch Öffnungen der überaus dichten und festen, aber auf eine verhältnismäßig dünne Lage beschränkten Knochensubstanz mit den Luftsäcken des Körpers kommunizieren. Die Pneumatizität ist bei denjenigen Vögeln am höchsten ausgebildet, welche mit einem raschen und ausdauernden Flugvermögen eine bedeutende Größe verbinden (Albatros, Nashornvögel, Pelikan); hier erscheinen sämtliche Knochen mit Ausnahme der Jochbeine und des Schulterblattes pneumatisch; im Gegensatze hierzu kann bei kleinen guten Fliegern



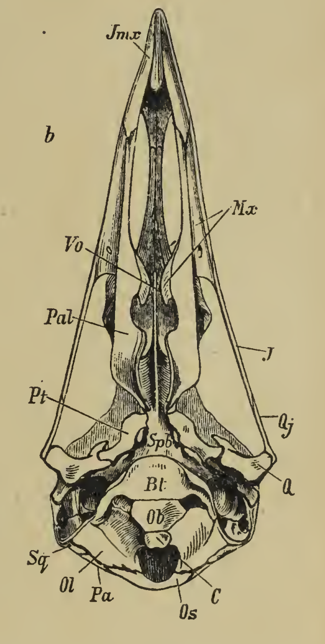


Fig. 944. Schädel von *Otis tarda,* *a* von der Seite, *b* von unten gesehen.

Ob Basioccipitale, *C* Condylus, *Ol* Occipitale laterale, *Os* O. superius, *Sq* Squamosum, *Bt* Basitemporale (Parasphenoideum), *Spb* Basisphenoideum, *Als* Alisphenoideum, *Sm* Septum interorbitale, *Et* Ethmoideum impar, *Pa* Parietale, *Fr* Frontale, *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *N* Nasale, *L* Lacrimale, *J* Jugale, *Qj* Quadratojugale, *Q* Quadratum, *Pt* Pterygoideum, *Pal* Palatinum, *Vo* Vomer, *D* Dentale, *Art* Articulare, *Ang* Angulare.

die Pneumatizität sehr beschränkt sein *(Sterna, Larus);* beim *Strauß, Kasuar* etc., welche das Flugvermögen verloren haben, sind die meisten Knochen mit Mark gefüllt.

Am Kopfe (Fig. 944) verwachsen die Schädelknochen, die Strauße u. a. ausgenommen, sehr frühzeitig zur Bildung einer leichten und festen Schädelkapsel, welche mittelst eines einfachen Condylus auf dem Atlas artikuliert. *Squamosum* und Felsenbein *(Prooticum, Epioticum, Opisthoticum)* verschmelzen zu einem einzigen, mit dem *Occipitale* vereinigten Knochen, an welchem sich das Quadratbein einlenkt. An der Bildung der Schädeldecke beteiligen sich die *Parietalia* sowie vornehmlich die umfangreichen *Frontalia,* welche beinahe den ganzen oberen Rand der großen, bei den Papageien durch einen unteren Ring geschlossenen Augenhöhlen begrenzen. Ein selbständiges *Lacrimale* tritt am vorderen Rande der Orbita auf. Ethmoidalregion und Schädelkapsel sind durch ein ansehnliches inter-

orbitales Septum weit getrennt. Das letztere, zuweilen noch mit Resten der verschmolzenen *Orbitosphenoide,* bleibt häufig in seiner mittleren Partie häutig und ruht auf einem langgestreckten, dem *Basisphenoideum* entsprechenden Knochenstab. Dazu kommen an der Basis der Temporalregion zwei miteinander verwachsene Knochen, die wahrscheinlich auf ein *Parasphenoideum* zurückzuführenden *Basitemporalia* (Parker). Überall treten selbständige *Alisphenoids* auf. Die Siebbeinregion besteht aus einem in der Verlängerung des Septum interorbitale gelegenen, vertikal stehenden *Ethmoideum impar* und seitlichen, die Augen- und Nasenhöhlen trennenden *Praefrontalia (Ethmoidalia lateralia).* Vor ihnen entwickeln sich die beiden Nasenhöhlen mit ihrem knöchernen oder knorpeligen Septum, das, in der Verlängerung des unpaaren Siebbeinabschnittes gelegen, jederseits einer aufgerollten, zuweilen auch am *Vomer* befestigten Muschel *(Concha)* Ansatz gewährt. Die Gesichtsknochen vereinigen sich zur Herstellung eines weit vorragenden, mit Hornrändern bekleideten Schnabels, der mit dem Schädel mehrfach in beweglicher Verbindung steht. Das Suspensorium des Unterkiefers und der Oberkiefergaumenapparat verschieben sich mittelst besonderer Gelenkeinrichtungen am Schläfenbein und an entsprechenden Fortsätzen des Basisphenoids (Streptostylie). Das am Schläfenbein eingelenkte *Quadratum* bildet außer der Gelenkfläche des Unterschnabels bewegliche Verbindungen sowohl mit dem langen stabförmigen Jochbein durch das *Quadratojugale,* als mit dem meist griffelförmigen, schräg nach innen verlaufenden Flügelbeine *(Pterygoideum),* während die Basis des Oberschnabels unterhalb des Stirnbeines eine dünne elastische Stelle zeigt oder von dem Stirnbein durch eine quere bewegliche Naht abgesetzt ist. Bewegt sich beim Öffnen des Schnabels der Unterschnabel abwärts, so wird der auf das Quadratbein ausgeübte Druck zunächst auf die stabförmigen Jochbeine und Flügelbeine übertragen, von diesen aber pflanzt er sich teils direkt, teils vermittelst der Gaumenbeine *(Palatina)* auf den Oberschnabel fort, so daß sich der letztere mehr oder minder emporrichten muß. Den größten Teil des Oberschnabels bildet der unpaare Zwischenkiefer, mit dessen seitlichen Schenkeln die Oberkieferknochen verwachsen, während ein mittlerer oberer Fortsatz zwischen den Nasenöffnungen aufsteigt und sich an der inneren Seite der Nasenbeine mit dem Stirnbein verbindet. Am Unterkiefer sind beide Äste in Symphyse verschmolzen.

Das Zungenbein (Fig. 945) läuft in einen hinteren Stab aus. Seine Hörner sind meist zweigliedrig und entbehren der Verbindung mit dem Schädel, erstrecken sich aber zuweilen bogenförmig gekrümmt über den Schädel bis zur Stirn (Specht); dann wird durch sie in Verbindung mit der Muskulatur ihrer Scheide ein Mechanismus (Federdruck) zum Vorschnellen der Zunge hergestellt.

An der *Wirbelsäule* (Fig. 946) unterscheidet man eine sehr lange bewegliche Halsregion, eine feste starre Rücken- und Beckenregion und einen rudimentären, nur wenig beweglichen Schwanz. Die Sonderung von Brust-

und Lendengegend wird bei den Vögeln vermißt, da sämtliche Rückenwirbel Rippen tragen und die der Lendengegend entsprechende Region mit in die Bildung des Kreuzbeines einbezogen ist. Auch erscheint die Hals- und Brustgegend nicht scharf abgegrenzt, indem die Halswirbel wie bei den Krokodilen Rippen besitzen, welche mit den Querfortsätzen unter Bildung eines Foramen transversarium verschmelzen. Der lange und überaus frei bewegliche Hals enthält 9 bis 23 Wirbel (Schwan), welche durch Sattelgelenke der Wirbelkörper untereinander verbunden sind; die ersten zwei Halswirbel sind als Atlas und Epistropheus besonders ausgebildet. Die kürzeren, durch Bandscheiben verbundenen Brustwirbel bleiben stets auf eine geringere Zahl (5—10) beschränkt, haben mediane untere Fortsätze (Hypapophysen) und tragen sämtlich (obere) Rippen, an deren unterem Ende sich unter einem nach hinten vorspringenden Winkel in gelenkiger Verbindung *Sternocostal*knochen anheften, welche andererseits an dem Brustbeinrande artikulieren und bei ihrer Streckung das Brustbein von der Wirbelsäule entfernen; außerdem legen sich aber die Rippen durch hintere Fortsätze *(Processus uncinati)* fest aneinander an. Das Brustbein ist ein breiter und flacher Knochen, welcher nicht nur die Brust, sondern auch einen großen Teil des Bauches bedeckt und sich in einen kielförmigen Kamm zum Ansatze der Flugmuskeln fortsetzt *(Carinatae)*. Nur da, wo die Flugbewegung zurücktritt oder ganz verschwindet, verkümmert dieser Kamm des Brustbeins bis zum gänzlichen Schwunde *(Ratitae)*. Auf die Brustwirbel folgt ein ziemlich umfangreicher Abschnitt der Wirbelsäule, welcher der Lendenregion, Kreuzbeingegend und einem Abschnitt der Caudalregion entspricht, aber durch die Verschmelzung zahlreicher Wirbel sowohl untereinander als mit den langen Hüftbeinen des Beckens die Charaktere des Kreuzbeines zeigt. In dem sehr langgestreckten, an 16 bis 20 und mehr Wirbel in sich fassenden Sacrum läßt sich nämlich ein Lumbarteil (Präsacralwirbel) nachweisen, in den meist noch einige hintere Brustwirbel einbezogen sind. Dann folgt das eigentliche, aus zwei den Sacralwirbeln der Reptilien gleichwertigen Wirbeln gebildete Sacrum, welches in der Nähe der Pfanne des Hüftgelenks durch Seitenfortsätze (mit eingeschmolzenen Rippen) die Hauptstütze des Beckens bildet *(Acetabularwirbel)*, und endlich ein aus der vorderen Gruppe der Caudalwirbel hervorgegangener postsacraler Abschnitt, in welchem 4 bis 9 Wirbel enthalten sind. Der nun folgende kurze Schwanzteil besteht in der Regel aus 6 beweglichen Wirbeln und endet (die *Kasuare, Rheae, Kiwis* und *Tinamidae* ausgenommen) mit einem in eine senkrechte Platte erhobenen größeren

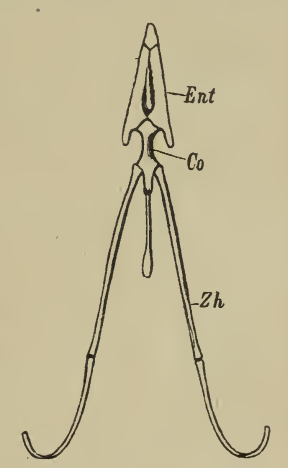


Fig. 945. Zungenbein von *Corvus cornix*.
Co Zungenbeinkörper, *Zh* Zungenbeinhorn, *Ent* Os entoglossum.

Knochen, an welchen sich die Muskeln zur Bewegung der Steuerfedern des Schwanzes anheften. Dieser hohe pflugscharähnliche Endknochen

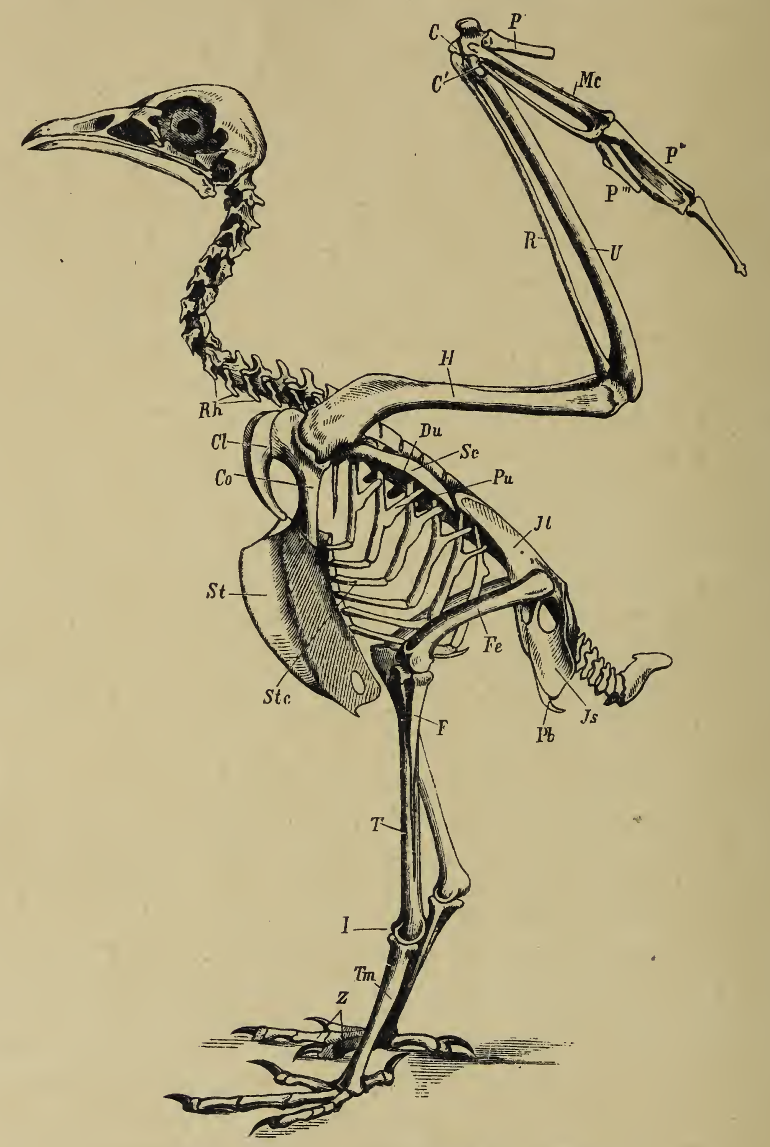


Fig. 946. Skelet von *Neophron percnopterus.*

Rh Halsrippen, *Du* Hypapophysen der Brustwirbel, *Cl* Clavicula, *Co* Coracoideum, *Sc* Scapula, *St* Sternum, *Stc* Sternocostalia, *Pu* Processus uncinati der Brustrippen, *Jl* Os ilium, *Js* Os iscii, *Pb* Os pubis, *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *C C'* Carpus, *Mc* Metacarpus, *P' P'' P'''* Phalangen der drei Finger, *Fe* Femur, *T* Tarsotibia, *F* Fibula, *Tm* Tarso-Metatarsus, *I* Intertarsalgelenk, *Z* Zehen.

(Pygostyl) ist aus 4 bis 6 Wirbeln entstanden, so daß die Reduktion der Schwanzwirbelzahl den ausgestorbenen, mit langem Schwanz versehenen Saururae *(Archaeopteryx)* gegenüber keineswegs so beträchtlich ist.

Die Eigentümlichkeiten der vorderen Extremität stehen mit der Umbildung dieser zum Flügel im Zusammenhang. Ihre Verbindung mit dem Thorax ist eine überaus feste, da Flugorgane, deren Bewegung einen großen Aufwand von Muskelkraft vorraussetzt, die erforderlichen Stützpunkte am Rumpfe bedürfen. Während die *Scapula* als langer sichelförmiger Knochen der Rückenseite des Brustkorbes aufliegt, erscheinen die Schlüsselbeine und Rabenbeine als säulenartige Stützen des Schultergelenkes am Sternum befestigt. Die beiden Schlüsselbeine sind zum Gabelknochen verwachsen *(Furcula).* Die Extremität besteht aus einem kurzen *Humerus,* einem längeren, aus *Radius* und *Ulna* gebildeten Vorderarm und der reduzierten Hand. Diese enthält nur zwei Carpalknochen, ein verlängertes, aus drei verschmolzenen Metacarpalknochen gebildetes Mittelhandstück und drei Finger, den die sog. Alula (Afterflügel) tragenden Daumen, einen zweiten großen mittleren und einen kleinen dritten Finger. Oberarm, Unterarm und Hand legen sich im Zustande der Ruhe so aneinander, daß der Oberarm nach hinten, der längere Unterarm ziemlich parallel nach vorne gerichtet ist und die Hand wieder nach hinten umbiegt.

Der Gürtel der hinteren Extremität erscheint als langgestrecktes, mit einer großen Zahl von Wirbeln verbundenes Becken, welches mit Ausnahme des zweizehigen Straußes ohne Symphyse der Schambeine bleibt. Der kurze kräftige Oberschenkel ist schräg horizontal nach vorne gerichtet und zwischen Fleisch und Federn am Bauch verborgen, so daß das Kniegelenk äußerlich nicht sichtbar wird. Der um vieles längere und umfangreichere Unterschenkel entspricht vorzugsweise dem Schienbeine, das mit dem proximalen Abschnitte des Tarsus zu einer *Tarsotibia* verschmolzen ist. Das Wadenbein *(Fibula)* bleibt als griffelförmiger Knochen an der äußeren Seite der Tarsotibia rudimentär. Auf den Unterschenkel folgt noch ein langer, nach vorne gerichteter Röhrenknochen, der *Lauf (Tarso-Metatarsus),* welcher aus den verschmolzenen Fußwurzelknochen der distalen Reihe und den *Metatarsalia* II—IV entstanden ist und bei einer überaus variablen Größe die Länge des Beines bestimmt. An seinem unteren Ende spaltet er sich in drei mit Gelenkrollen versehene Fortsätze für den Ansatz von ebensoviel (2. 3. 4.) Zehen, zeigt aber überall da, wo noch eine 1. Zehe vorhanden ist, am Innenrande ein kleines gesondertes *Metatarsale I,* an welches sich diese 1. (innere) Zehe anschließt. Die drei oder vier, bei *Struthio* auf zwei (3. und 4.) reduzierten Zehen bestehen aus mehreren Phalangen, deren Zahl von innen nach außen in der Art zunimmt, daß die erste Zehe zwei, die vierte (äußere) Zehe fünf Glieder besitzt. Die 5. Zehe fehlt stets.

Im Zusammenhange mit dem Flugvermögen ist die Brustmuskulatur (vorwiegend der *Pectoralis major*) mächtig entwickelt. Auch verdient eine eigentümliche Muskeleinrichtung an der hinteren Extremität erwähnt zu werden, welcher zufolge die Zehen des Vogels im Sitzen mechanisch gebeugt sind, wozu eine an den Sehnen der Zehenbeuger entwickelte Sperr-

vorrichtung hinzukommt, die in Knorpelhöckern besteht, zwischen welche Sperrschneiden der Sehnenscheide eingreifen.

Der wichtigste Charakter in der äußeren Erscheinung des Vogels ist die *Federbekleidung*. Nur an wenigen Stellen bleibt die bei den Vögeln dünne Haut nackt, so am Schnabel und an den Zehen, sodann meist am Laufe, zuweilen auch am Halse (Geier) und selbst am Bauche (Strauß), sowie an fleischigen Hautauswüchsen des Kopfes und des Halses (Hühnervögel, Geier). Während die nackte Haut am Schnabelgrunde als sog. Wachshaut *(Ceroma)* weich bleibt, verhornt sie gewöhnlich an den Schnabelrändern, die nur ausnahmsweise weich sind (Enten, Schnepfen) und dann überaus nervenreich als feines Tastorgan dienen. In gleicher Weise verhornt die Haut an den Zehen und am Laufe zur Bildung einer festen, zuweilen körnigen, häufiger in Schuppen, Schilder und Schienen gegliederten Horndecke, die systematisch wichtige Kennzeichen abgeben kann. Bildet dieselbe eine lange, zusammenhängende Hornscheide an der Vorderfläche und an den Seiten des Laufes, so heißt der Lauf *„gestiefelt“* (Singvögel). Als besondere Horngebilde sind die Nägel an den Zehen, ferner die sog. Sporen am hinteren und inneren Rande des Laufes bei männlichen Hühnervögeln, sowie zuweilen an der Hand (*Struthio, Casuarii*, Kiwi, *Parra*, Wehrvogel etc.) (Fig. 962), meist am Daumengliede des Flügels hervorzuheben.

Die Federn der Vögel entsprechen den Schuppen der Reptilien und entstehen gleich diesen in ihrer ersten Anlage als Erhebungen der Haut, welche sich mit ihrer Basis in Follikel einsenken. Im Grunde der Einstülpung (Balg) findet sich dann eine gefäßreiche Hautpapille, deren Epithelbelag unter lebhafter Wucherung die Anlage der Feder bildet, welcher die epidermoidale Auskleidung des Follikels von außen als Scheide anliegt. An der Feder unterscheidet man den Achsenteil, Stamm oder Kiel *(scapus)*, mit Spule *(calamus)* und Schaft *(rhachis)* von der Fahne. Die drehrunde hohle Spule steckt in der Haut und umschließt durch Luftschichten getrennte kappenförmige Hornbildungen (Seele), der Schaft ist der vorstehende markhaltige Teil des Kieles, dessen Seiten zahlreiche, schräg aufwärts steigende Äste tragen, die mit ihren Nebenästen die Fahne *(vexillum)* zusammensetzen. Über die untere, etwas konkave Seite des Schaftes zieht sich von dem Ende der Spule bis zur Spitze eine tiefe Längsrinne hin, in deren Grunde eine zweite Feder, der *Afterschaft*, entspringt, welcher ebenso wie der Hauptschaft zweizeilig angeordnete Äste entsendet, aber nur selten (Kasuar) die Länge des Hauptschaftes erreicht, häufiger dagegen (Schwung- und Steuerfedern) vollständig ausfällt. Die Äste *(rami)* entsenden zweizeilig angeordnete Nebenstrahlen *(radii)*, von denen wiederum (wenigstens an den distalen Reihen) Wimpern und Häkchen ausgehen können, welche durch ihr gegenseitiges Ineinandergreifen den festen Zusammenhang der Fahne herstellen. Nach der Beschaffenheit des Stammes und der Äste unterscheidet man *Konturfedern (pennae)* mit steifem Schaft

und fester Fahne, *Dunen (plumae)*, mit schlaffem Schaft und schlaffer Fahne, deren Äste rundliche oder knotige, der Häkchen entbehrende Strahlen tragen, endlich *Fadenfedern (filoplumae)* mit dünnem borstenartigen Schaft, an dem die Fahne verkümmert oder fehlt. Die ersteren bestimmen die äußeren Umrisse des Gefieders und erlangen als Schwungfedern in den Flügeln und als Steuerfedern im Schwanze den bedeutendsten Umfang. Die Dunen bilden in der Tiefe des Gefieders, von den Konturfedern bedeckt, die wärmeschützende Decke. Die Fadenfedern dagegen finden sich mehr zwischen den Konturfedern verteilt und erlangen am Mundwinkel das Ansehen steifer Borsten *(vibrissae)*. Übrigens gibt es zwischen diesen Hauptformen von Federn zahlreiche Übergangsformen. Im Herbste findet ein vollständiger Federwechsel statt *(Herbstmauser)*, wogegen die *Frühlingsmauser*, durch welche der Vogel sein *Hochzeitskleid* erhält, nur selten mit einer vollständigen Neubildung des Gefieders verbunden ist, in der Regel nur auf einer Verfärbung (wahrscheinlich chemischen Veränderung des vorhandenen Pigmentes) des Gefieders und wohl auch auf einer mechanischen Abstoßung gewisser Federteile beruht. Von Hautdrüsen findet sich meist oberhalb der letzten Schwanzwirbel eine zweilappige Drüse mit einfacher Ausführungsöffnung, die sog. *Bürzeldrüse*, deren schmieriges Sekret zum Einölen der Federn dient. Die Federn können durch besondere Muskeln der Haut (Arrectores plumarum) aufgerichtet (gesträubt) werden.



Fig. 947. Pterylen und Apterien von *Gallus ferrugineus (bankiva)* (nach Nitzsch).
a Bauchseite, *b* Rückenseite.

Nur selten *(Struthio, Dromaeus, Apteryx, Aptenodytes)* breitet sich die Federbekleidung ununterbrochen über die gesamte Körperhaut aus, meist sind die Konturfedern in Reihen, sog. Federfluren *(Pterylae)* angeordnet, zwischen denen nackte (oder wenigstens nur mit Dunen besetzte)

Felder, sog. Raine *(Apteria)* bleiben (Fig. 947). Die Form und Verteilung dieser Felder bietet systematisch verwendbare Modifikationen.

Die Gruppierung der Federn an den Vordergliedmaßen und am Schwanze bedingt die Verwendbarkeit jener als Flügel und des Schwanzes als Steuer. Der Flügel stellt gewissermaßen einen in zwei Gelenken, dem Ellbogen- und Handgelenk, faltbaren Doppelfächer dar, dessen Fläche durch die großen Schwungfedern an der Unterseite von Hand und Unterarm, zum Teil aber auch durch besondere Hautsäume zwischen Rumpf und Oberarm und zwischen Oberarm und Unterarm gewonnen wird. Der untere Hautsaum erscheint für die Verbindung des Flügels am Rumpfe wichtig, die obere Flughaut dagegen erhält durch ein elastisches Band, welches sich an ihrem äußeren Rande zwischen Schulter- und Handgelenk ausspannt, eine Beziehung zu dem Mechanismus der Flügelentfaltung, indem das Band bei der Streckung des Vorderarmes einen Zug auf die Daumenseite des Handgelenkes ausübt und die gleichzeitige Streckung der Hand veranlaßt. Die großen Schwungfedern *(Remiges)* heften sich längs des unteren Randes von Hand und Vorderarm an, und zwar in der Regel zehn Handschwingen oder Schwungfedern erster Ordnung von der Flügelspitze bis zum Handgelenk der Flügelbeuge, und eine beträchtlichere variable Zahl kleinerer Armschwingen oder Schwungfedern zweiter Ordnung am Vorderarm bis zum Ellbogengelenk (Fig. 948). Eine Anzahl von Deckfedern am oberen Ende des Oberarmes bezeichnet man als Schulterfittich *(Parapterum)* und einige dem Daumengliede angeheftete (zuweilen durch einen Sporn vertretene) Federn als Afterflügel *(Alula)*. Sämtliche Schwingen werden am Grunde von kürzeren Federn überdeckt, welche in dachziegelartig übereinanderliegenden Reihen als Deckfedern *(Tectrices)* den Schluß der Flugfläche herstellen. In einzelnen Fällen kann der Flügel so weit verkümmern, daß das Flugvermögen überhaupt verloren geht, ein Verhältnis, das wir sowohl bei einzelnen Lauf- und Landvögeln (Riesenvögeln, Kiwi, Strauß, Kasuare, Rheae), als bei gewissen Wasservögeln antreffen, wie bei den Pinguinen, deren flossenähnliche Flügel als Ruderorgane dienen.

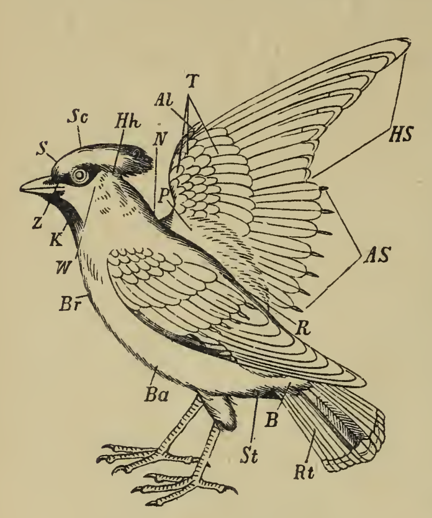


Fig. 948. Das Gefieder und die Regionenbezeichnung desselben von *Ampelis (Bombycilla) garrulus* (nach Reichenbach, etwas modifiziert).

S Stirn, *Sc* Scheitel, *Hh* Hinterhaupt, *Z* Zügel, *W* Wange, *N* Nacken, *R* Rücken, *K* Kehle, *Br* Brust, *Ba* Bauch, *St* Steiß, *B* Schwanzdecke (Bürzel), *Rt* Schwanz, mit den Steuerfedern (Rectrices), *HS* Handschwingen, *AS* Armschwingen, *T* Deckfedern (Tectrices), *P* Schulterfittig (Parapterum), *Al* Eck- oder Afterflügel (Alula).

Die großen Konturfedern des Schwanzes heißen Steuerfedern *(Rectrices)*, weil sie während des Fluges zur Steuerung der Bewegung benützt werden. Gewöhnlich finden sich 12 (zuweilen 10 oder 20 und mehr) Steuerfedern in der Art am hinteren Schwanzwirbel befestigt, daß sie sowohl einzeln bewegt und fächerförmig nach den Seiten entfaltet als in toto empor-

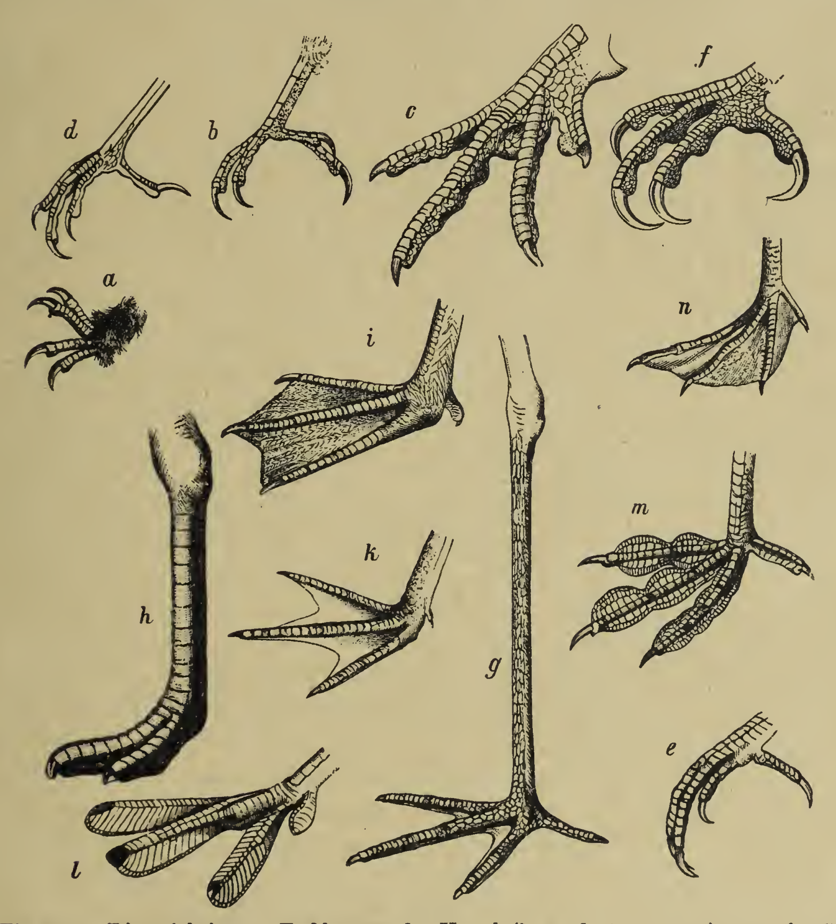


Fig. 949. Die wichtigsten Fußformen der Vögel (*b*, *c*, *d*, *f*, *n* aus règne animal).

a Pes adhamans von *Cypselus apus*, *b* P. scansorius von *Dendropicus cardinalis (Picus capensis)*, *c* P. insidens von *Phasianus colchicus*, *d* P. ambulatorius von *Merula (Turdus) torquata*, *e* P. gressorius von *Alcedo ispida*, *f* P. insidens von *Falco biarmicus*, *g* P. colligatus von *Ephippiorhynchus (Mycteria) senegalensis*, *h* P. cursorius von *Struthio camelus*, *i* P. palmatus von *Merganser (Mergus) merganser*, *k* P. semipalmatus von *Recurvirostra avocetta*, *l* P. fissipalmatus von *Podicipes cristatus*. *m* P. lobatus von *Fulica atra*, *n* P. steganus von *Phaëton aethereus*.

gehoben und gesenkt werden können. Die Wurzeln der Steuerfedern sind von zahlreichen Deckfedern umgeben, die in einzelnen Fällen eine außergewöhnliche Form und Größe erlangen und als Schmuckfedern eine Zierde des Vogels bilden (Pfau). Fällt das Flugvermögen hinweg, so verliert auch der Schwanz seine Bedeutung als Steuer, die Steuerfedern verkümmern oder fallen vollständig aus. Immerhin aber können in solchen Fällen

einzelne Deckfedern als Zier- und Schmuckfedern eine ansehnliche Größe erlangen.

Die Hintergliedmaßen, welche vornehmlich die Bewegung des Vogels auf festem Boden vermitteln, zeigen nach der besonderen Bewegungsart des Vogels zahlreiche Verschiedenheiten. Zunächst unterscheidet man *Gangbeine (Pedes gradarii)* und *Watbeine (P. vadantes)* (Fig. 949). Die ersteren sind weit vollständiger befiedert und wenigstens bis zum Fersengelenk mit Federn bedeckt, variieren aber mannigfach. An denselben unterscheidet man *Klammerfüße (P. adhamantes)* mit vier nach vorne gerichteten Zehen *(Cypselus)*; *Kletterfüße (P. scansorii)*, zwei Zehen sind nach vorne und zwei nach hinten gerichtet *(Picus)*; *Spaltfüße (P. fissi)*, drei Zehen nach vorne, eine nach hinten gerichtet, die Vorderzehen bis zum Grunde frei *(Tauben)*; *Wandelfüße (P. ambulatorii)*, drei Zehen nach vorne, die Innenzehe nach hinten gerichtet, Mittel- und Außenzehe am Grunde verwachsen *(Turdus)*; *Schreitfüße (P. gressorii)*, die Innenzehe steht nach hinten, von den drei nach vorne gerichteten Zehen sind Mittel- und Außenzehe bis über die Mitte verwachsen *(Alcedo)*; *Sitzfüße (P. insidentes)*, die Innenzehe steht nach hinten, die drei nach vorne gerichteten Zehen sind durch eine kurze Bindehaut verbunden *(Phasianus, Falco)*. Zuweilen kann die äußere oder innere Zehe nach vorne und hinten gewendet werden; im ersteren Falle sind es Kletterfüße mit äußerer *(Cuculus)*, im letzteren *(Colius)* Klammerfüße mit innerer Wendezehe. Gegenüber den Gangbeinen charakterisieren sich die Watbeine durch die teilweise oder völlig nackten, unbefiederten Schienbeine; sie finden sich vornehmlich bei den Wasservögeln, unter denen die Sumpf- und Watvögel Watbeine mit sehr verlängertem Lauf, sog. *Stelzfüße (P. grallarii)*, besitzen. An diesen letzteren unterscheidet man *geheftete Füße (P. colligati)*, wenn die Vorderzehen an ihrer Wurzel durch eine kurze Haut verbunden sind *(Ciconia)*; *halbgeheftete Füße (P. semicolligati)*, wenn sich diese Hautverbindung auf Mittel- und Außenzehe beschränkt *(Limosa)*. Als *Lauffüße (P. cursorii)* bezeichnet man kräftige Stelzfüße ohne Hinterzehe mit drei *(Rhea)* oder zwei *(Struthio)* starken Vorderzehen. Die kurzen Watbeine der *Steganopodes, Pygopodes, Lamellirostres, Lari* u. a., aber auch die längeren Beine der Sumpfvögel stellen sich mit Rücksicht auf die Fußbildung dar als: *Schwimmfüße (P. palmati)*, wenn die drei nach vorne gerichteten Zehen bis an die Spitze durch eine ungeteilte Schwimmhaut verbunden sind *(Anas)*; *Halbschwimmfüße (P. semipalmati)*, wenn die Schwimmhaut nur bis zur Mitte der Zehen reicht *(Recurvirostra)*; *Spaltschwimmfüße (P. fissipalmati)*, wenn ein ganzrandiger Hautsaum an den Zehen hinläuft *(Podicipes)*; *Lappenfüße (P. lobati)*, wenn dieser die Gestalt breiter, an den einzelnen Zehengliedern eingekerbter Lappen erhält *(Fulica)*. Wird die Hinterzehe mit in die Schwimmhaut aufgenommen, so bezeichnet man die Füße als *Ruderfüße (P. stegani) (Phalacrocorax)*. Übrigens kann die Hinterzehe bei den *Tubinares*, Alken und Sumpfvögeln verkümmern oder vollständig ausfallen.

Das Gehirn der Vögel (Fig. 850) steht seiner Ausbildung nach weit über dem Reptiliengehirn und füllt die geräumige Schädelhöhle vollständig aus. Die Hemisphären entbehren noch oberflächlicher Windungen, sind aber groß und durch eine nur schmale Kommissur verbunden. Sie bedecken nicht nur das Zwischenhirn, sondern auch die beiden zur Seite gedrängten *Corpora bigemina*. Noch weiter schreitet die Differenzierung des Cerebellums vor, welches aus einem großen, dem sog. Wurme der Säugetiere entsprechenden Mittelstücke und kleinen seitlichen Anhängen besteht. Infolge der Nackenbeuge des Embryo setzt sich das verlängerte Mark winkelig vom Rückenmarke ab, dessen Stränge an der hinteren Anschwellung in der Lendengegend zur Bildung eines zweiten Sinus rhomboidalis auseinanderweichen. Die Hirnnerven sind sämtlich gesondert. Das Rückenmark reicht fast bis an das Ende des Rückgratkanals.

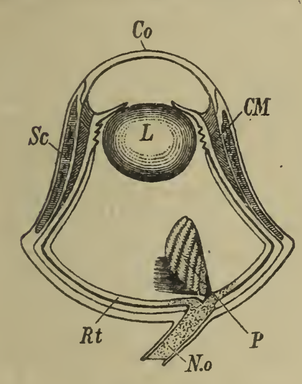


Fig. 950.
Auge eines Nachtraubvogels (aus Wiedersheim).
Co Cornea, *L* Linse, *Rt* Retina, *P* Pecten, *No* Nervus opticus, *Sc* Verknöcherungen der Sklera, *CM* Ciliarmuskel.

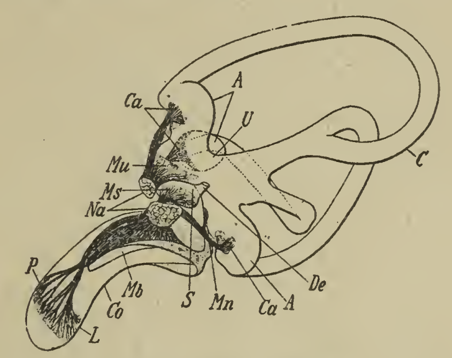


Fig. 951. Labyrinth der Hausgans, mediale Ansicht (nach G. Retzius).
U Utriculus, *S* Sacculus, *Co* Schneckengang, *L* Lagena, *C* Bogengänge, *A* Ampullen, *Mu* Macula acustica utriculi, *Ms* Macula ac. sacculi, *Ca* Crista ampullaris, *P* Papilla ac. lagenae, *Mb* Membrana basilaris des Cortischen Organs, *Mn* Macula ac. neglecta, *De* Ductus endolymphaticus, *Na* Hörnerv.

Unter den Sinnesorganen erreichen die Augen stets eine bedeutende Größe und hohe Ausbildung. Überaus beweglich sind die Augenlider, namentlich das untere Lid und die durchsichtige Nickhaut, welche vermittels eines besonderen Muskelapparates vor das Auge vorgezogen wird, mit Harderscher Drüse. Der Augenbulbus (Fig. 950) der Vögel erhält dadurch eine ungewöhnliche Form, daß der hintere Abschnitt mit der Ausbreitung der Netzhaut dem Segmente einer weit größeren Kugel entspricht als der kleine vordere. Beide sind durch ein Mittelstück, welches die Gestalt eines kurzen und abgestumpften, nach vorne verschmälerten Kegels besitzt, miteinander verbunden. Am bestimmtesten prägt sich diese Gestalt des Bulbus bei den Nachtraubvögeln, am wenigsten bei den Wasservögeln mit verkürzter Augenachse aus. Überall findet sich hinter dem Rande der Hornhaut in der Sklera ein Ring von Knochenplättchen. Die Hornhaut ist mit Ausnahme der Schwimmvögel stark gewölbt, während die vordere

Fläche der Linse nur bei den nächtlichen Vögeln eine bedeutende Konvexität besitzt. Eine eigentümliche (bei *Apteryx* fehlende) Bildung des Vogelauges ist der sog. *Fächer* oder *Kamm (Pecten),* ein die Netzhaut durchsetzender, schräg durch den Glaskörper zur Linse verlaufender Fortsatz der Chorioidea, welcher dem sichelförmigen Fortsatze des Fischauges und dem Kamme des Reptilienauges entspricht. Neben der Schärfe des Sehvermögens, welcher die bedeutende Größe und Entwicklung der Netzhaut parallel geht, zeichnet sich das Vogelauge durch große Akkommodationsfähigkeit aus, die vornehmlich auf die hohe Ausbildung des in mehrere Partien geteilten quergestreiften Musculus ciliaris (ein Teil als Cramptonscher Muskel unterschieden), aber auch auf die große Beweglichkeit der muskulösen Iris (Erweiterung und Verengerung der Pupille) zurückzuführen ist.

Das Gehörorgan (mit statischem Organ) (Fig. 951), von spongiöser Knochenmasse umschlossen, besitzt drei große halbzirkelförmige Kanäle und einen Schneckenschlauch mit der Lagena am Ende. Der Sacculus besitzt geringe Größe. Außer der vom *Operculum* verschlossenen *Fenestra vestibuli* ist eine zweite mehr rundliche Öffnung, die *Fenestra cochleae,* mit häutigem Verschlusse vorhanden. Stets findet sich eine geräumige Paukenhöhle, welche sich in Nebenräume der benachbarten Schädelknochen fortsetzt und durch die Eustachische Röhre dicht hinter den Choanen mit jener der anderen Seite vereinigt in den Rachen mündet. Nach außen wird die Paukenhöhle durch ein Trommelfell abgeschlossen, an welchem sich das lange stabförmige Gehörknöchelchen, die wie bei Reptilien aus zwei Stücken *(Stapes* und *Extracolumella)* gebildete *Columella* anheftet. Auf der äußeren Seite des Trommelfelles folgt dann ein kurzer äußerer Gehörgang, dessen Öffnung häufig von einem Kranze größerer Federn umstellt ist und bei den Eulen sogar von einer häutigen, ebenfalls mit Federn besetzten Klappe, einer rudimentären äußeren Ohrmuschel, überragt wird.

Das Geruchsorgan besitzt in den geräumigen, häufig durch eine unvollkommene Scheidewand *(Nares perviae)* getrennten Nasenhöhlen ein Paar von Muscheln, zu dem jedoch noch zwei Paare (ein oberes und unteres) muschelähnlicher Bildungen hinzukommen. Die beiden Nasenöffnungen liegen mit Ausnahme der Kiwis der Wurzel des Oberschnabels mehr oder minder genähert, zuweilen (Krähen) von steifen Haaren verdeckt und geschützt, bei den Sturmvögeln röhrig verlängert und zusammenfließend. Eine sog. Nasendrüse liegt meist auf dem Stirnbeine, seltener unter dem Nasenbeine oder am inneren Augenwinkel und öffnet sich mittels eines einfachen Ausführungsganges in die Nasenhöhle. Ein Jacobsonsches Organ fehlt beim ausgebildeten Tier.

Der Geschmack knüpft an die Endknospen des Gaumens und der weichen papillenreichen Basis der Zunge an, die nur bei den Papageien im ganzen Umfange weich bleibt, sonst überall eine feste Bekleidung besitzt. Allgemein kommt die Zunge neben dem Schnabel als Tastorgan in

Betracht. Selten (Schnepfen, Enten) wird der Schnabel durch die Bekleidung mit einer weichen, an Tastkörperchen (Grandryschen Körperchen) (Fig. 92 *a*) und Kolbenkörperchen reichen Haut zum Sitz einer feineren Tastempfindung, wie überhaupt die Haut der Vögel reich an Kolbenkörperchen (Fig. 93 *a*) ist.



Fig. 952. Schnabelformen (*a*, *b*, *c*, *d*, *k* nach Naumann; *g*, *i*, *m*, *o* aus règne animal; *l* aus Brehm).

a Phoenicopterus roseus (antiquorum), b Platalea leucerodia, c Emberiza citrinella, d Monticola (Turdus) cyanus, e Hierofalco candicans, f Merganser (Mergus) merganser, g Pelecanus conspicillatus, h Recurvirostra avocetta, i Rhynchops nigra, k Columba livia, l Balaeniceps rex, m Anastomus oscitans (coromandelianus), n Pteroglossus, o Ephippiorhynchus (Mycteria) senegalensis, p Plegadis falcinellus (Falcinellus igneus), q Cypselus apus.

Die Verdauungsorgane des Vogels zeigen trotz der mannigfach wechselnden Ernährungsart einen ziemlich übereinstimmenden Bau, dessen Eigentümlichkeiten zu dem Flugvermögen Beziehung haben. Die Kiefer sind von einer harten Hornscheide überdeckt und zum Schnabel umgestaltet. Wahre Zähne fehlen den jetzt lebenden Vögeln. (Die Deutung der in den Kiefern von Papagei-Embryonen beobachteten Papillen als Zahnpapillen ist nicht haltbar.) Während der Oberschnabel aus der Verwachsung von

Zwischenkiefer, Oberkiefer und Nasenbeinen gebildet ist, entspricht der Unterschnabel den beiden Unterkieferästen, deren verschmolzener Spitzenteil als Dille *(myxa)* bezeichnet wird. Die untere, vom Kinnwinkel bis zur Spitze reichende Kante heißt Dillenkante *(gonys)*, die Kante des Oberschnabels Firste *(culmen)*, die Gegend zwischen Auge und der von der Wachshaut *(ceroma)* bekleideten Schnabelbasis der Zügel *(lorum)*. Form und Ausbildung des Schnabels variieren nach der besonderen Ernährungsweise mannigfach (Fig. 952).

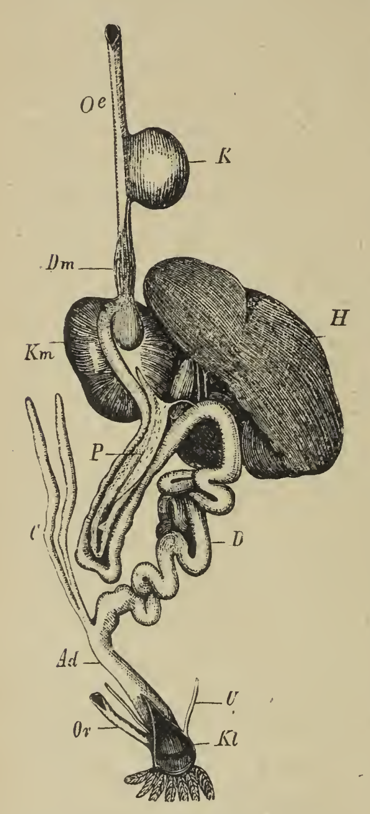


Fig. 953. Darmkanal eines Vogels (aus Bergmann u. Leuckart). *Oe* Speiseröhre, *K* Kropf, *Dm* Drüsenmagen, *Km* Muskelmagen, *D* Dünndarm, *P* Pankreas, *H* Leber, *C* Blinddärme, *Ad* Dickdarm, *Ov* Ovidukt, *Kl* Kloake, *U* Ureteren.

Am Boden der Mundhöhle liegt die überaus bewegliche, sehr verschieden geformte Zunge, die hornige und fleischige Bekleidung eines paarigen oder unpaaren, am vorderen Ende des Zungenbeins befestigten Knorpels; sie dient zum Niederschlucken, häufig auch zur Aufnahme der Nahrung. Die Mundhöhle, bei den Pelikanen in einen umfangreichen, von den Kieferästen getragenen Kehlsack erweitert, nimmt das Sekret zahlreicher Drüsen (Schleimdrüsen, wenige Speicheldrüsen) auf. Die Speiseröhre, deren Länge sich im allgemeinen nach der Länge des Halses richtet, bildet häufig, insbesondere bei den Raubvögeln, aber auch bei den größeren körnerfressenden Vögeln (Tauben, Hühnern, Papageien) eine kropfartige Erweiterung, in welcher die Speisen erweicht werden (Fig. 953). Bei den Tauben trägt der Kropf zwei kleine rundliche Nebensäcke, deren Wandung zur Brutzeit einen käsigen, zum Atzen der Jungen in Verwendung kommenden Stoff absondert. Das untere Ende der Speiseröhre erweitert sich in einen drüsenreichen Vormagen, den Drüsenmagen, welcher in der Regel eine ovale Form besitzt und an Umfang von dem darauffolgenden Muskelmagen übertroffen wird. Dieser erscheint je nach der Beschaffenheit der Nahrung mit schwächeren (Raubvögel) oder mit kräftigeren (Körnerfresser) Muskelwandungen versehen. Im letzteren Falle wird er durch den Besitz von zwei festen gegeneinander wirkenden Reibplatten (einem verhärteten Drüsensekrete), welche die hornige Innenwand bilden, zur mechanischen Bearbeitung der erweichten Nahrungsstoffe vorzüglich befähigt. Der in der Regel lange Dünndarm umfaßt mit seiner vorderen, dem Duodenum entsprechenden Schlinge die Bauchspeicheldrüse, deren in zweifacher Zahl vorhandene

Ausführungsgänge nebst den meist doppelten Gallengängen in diesen Abschnitt einmünden. Der kurze Dickdarm erscheint durch eine Ringklappe und den Ursprung von zwei Blinddärmen abgegrenzt und geht unter Bildung einer sphinkterartigen Ringfalte in die die Ausführungsgänge des Urogenitalapparates aufnehmende Kloake über, an deren dorsaler Wand ein eigentümlicher drüsenartiger Sack, die *Bursà Fabricii*, einmündet, welche im Alter häufig schwindet.

Die Vögel besitzen ein vollständig in zwei Kammern und zwei Vorkammern gesondertes Herz, welches, vom Herzbeutel umschlossen, in der Medianlinie liegt. Der rechte Ventrikel umgibt mantelförmig einen großen Teil des linken. Als eine Eigentümlichkeit des Herzens ist die besondere Ausbildung der rechten Atrioventricularklappe hervorzuheben, welche eine

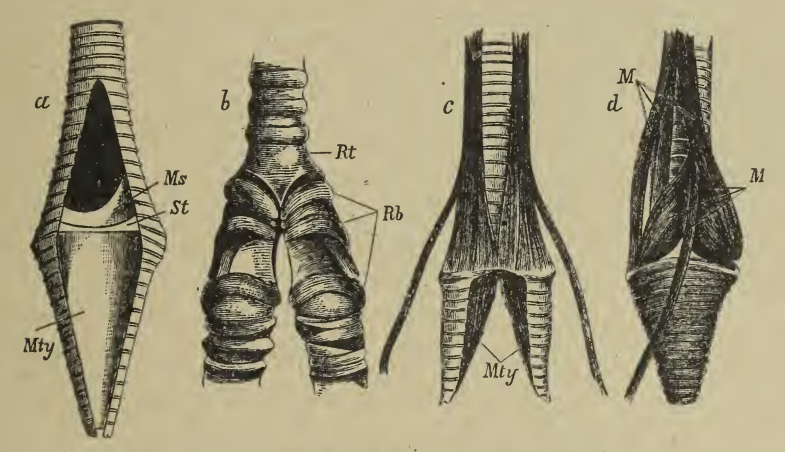


Fig. 954. Unterer Kehlkopf des Raben (aus Owen).

a Seitenansicht des geöffneten Kehlkopfes, *b* Kehlkopf nach Entfernung der Muskulatur, *c* mit den Singmuskeln von vorne, *d* von der Seite gesehen. *St* Steg (Pessulus), *Mty* Membrana tympaniformis interna, *Ms* Membrana semilunaris, *Rt* umgeformter letzter Trachealring, *Rb* die umgeformten drei ersten Bronchialringe, *M* Singmuskeln.

von der Kammerwand entspringende muskulöse Leiste vorstellt. Am linken Ostium atrioventriculare finden sich drei durch Chordae tendineae gespannte Klappen. Der Herzschlag wiederholt sich bei der lebhaften Atmung rascher als bei den Säugetieren. Die Aorta bildet einen einfachen rechten Aortenbogen (Fig. 854 *e*). Der Bulbus cordis erscheint in den Ventrikel einbezogen. Die Venen münden mittels zweier oberer und einer unteren Hohlvene in die rechte Vorkammer, in welche auch der Sinus venosus einbezogen ist. Die vorderen Abschnitte der hinteren Kardinalvenen werden wie bei Reptilien durch *Venae vertebrales* substituiert. Das Nierenpfortadersystem ist bei den erwachsenen Vögeln nicht erhalten. Das Lymphgefäßsystem mündet durch zwei *Ductus thoracici* in die oberen Hohlvenen ein, kommuniziert aber sehr allgemein noch in der Beckengegend mit den Venen. *Lymphherzen* sind nur an den Seiten des Steißbeines beim Strauße und Kasuar sowie bei einigen Sumpf- und Schwimm-

vögeln anzutreffen, werden aber häufig durch blasige, nicht kontraktile Erweiterungen vertreten. Die Milz sowie eine paarige Thyreoidea und Thymus finden sich allgemein vor.

Die Atmungsorgane beginnen hinter der Zungenwurzel mit der Kehlritze, welche durch einen wenig ausgebildeten oberen Kehlkopf *(Larynx)* in eine lange, von knöchernen Ringen gestützte Luftröhre führt. Die Luftröhre übertrifft nicht selten die Länge des Halses und verläuft dann, vornehmlich im männlichen Geschlechte, unter Biegungen, die entweder unter der Haut liegen (Auerhahn) oder selbst in den hohlen Brustbeinkamm eindringen (Singschwan). Mit Ausnahme von *Struthio,* der *Casuarii,* Störche und einiger Geier entwickelt sich das Stimmorgan an der Teilungsstelle der Luftröhre in die Bronchien. Beide Abschnitte beteiligen sich an der Bildung desselben und lassen den unteren Kehlkopf *(Syrinx)* hervorgehen (Fig. 954). Indem die letzten Trachealringe und vorderen Bronchialringe eine veränderte Form erhalten und oft in nähere Verbindung treten, erscheinen das Ende der Trachea und die Anfänge der Bronchien komprimiert, oder ersteres blasig aufgetrieben und zu der sog. Trommel umgeformt, welche sich bei den Männchen vieler Enten und Taucher zu unsymmetrischen, als Resonanzapparate wirkenden Nebenhöhlen (sog. Paukenhöhle und Labyrinth) erweitert. Das untere Ende der Trachea wird gewöhnlich von einer vorspringenden Knochenleiste, dem *Steg,* durchsetzt, welcher sich an der Teilungsstelle der Bronchien erhebt. Zwischen diesen und den Bronchialringen spannt sich wie in einem Rahmen die innere Paukenhaut *(Membrana tympaniformis interna)* aus. Bei den Singvögeln kommt als Fortsetzung der letzteren am Steg noch eine halbmondförmige Falte *(M. semilunaris)* hinzu. In zahlreichen Fällen tritt auch gegenüberliegend zwischen zwei Bronchialringen eine äußere Paukenhaut *(M. tympaniformis externa)* hinzu, welche gleichfalls ein Stimmband bildet

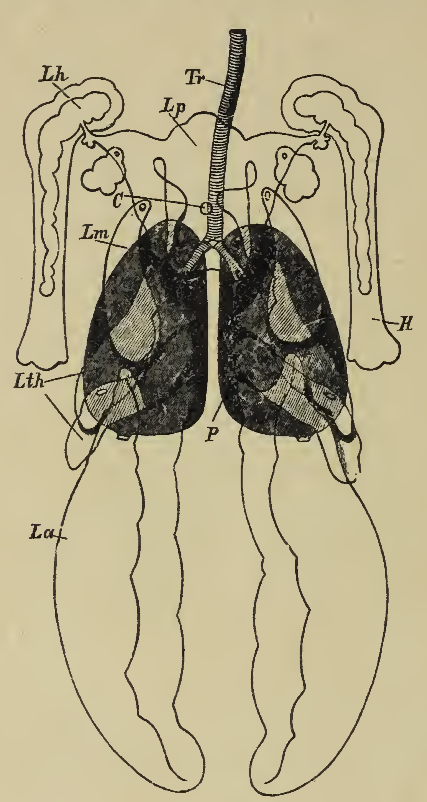


Fig. 955. Lungen der Taube mit den Luftsäcken (die cervikalen sind weggelassen), schematisch (nach einer Zeichnung von C. Heider).

Tr Trachea, *P* Lunge, *Lp* peritrachealer Luftsack mit seinen Ausstülpungen *(Lh, Lm)* in den Humerus *(H)* und zwischen die Brustmuskulatur, *C* seine Verbindung mit den sternalen Lufträumen, *Lth* thorakale, *La* abdominale Luftsäcke.

und mit dem freien Rande der inneren Paukenhaut jederseits eine Stimmritze erzeugt. Zur Anspannung dieser als Stimmbänder fungierenden Falten dient ein an der Außenfläche von Trachea und Bronchien gelegener Muskelapparat, der am kompliziertesten bei den Singvögeln entwickelt ist. Die kleinen Lungen (Fig. 955) hängen nicht wie bei den Säugetieren von einem Pleuralsack überzogen frei in einer geschlossenen Brusthöhle, sondern sind durch Zellgewebe an die Rückenwand der Rumpfhöhle angeheftet und an den Seiten der Wirbelsäule in die Zwischenräume der Rippen eingesenkt. Die verhältnismäßig kurzen Bronchien führen beim Eintritt in die Lungen in eine Anzahl weiter häutiger Bronchialröhren. Von den Bronchialästen gehen wie Orgelpfeifen nebeneinander stehende Röhrchen aus, die sog. *Parabronchien* oder Lungenpfeifen, welche auch untereinander in offener Verbindung stehen. Letzere geben in radiärer Anordnung kurze Bronchioli ab, die sich weiter in ein von zahlreichen gleichweiten Kanälen gebildetes *Luftkapillarnetz* auflösen, das mit dem Blutkapillarnetz innig verflochten ist. Die Luftkapillarsysteme der einzelnen Parabronchien stehen stellenweise oder im ganzen Umfange miteinander in Kommunikation (Fig. 956). Als Ausstülpungen von Bronchialröhren der Lunge erstrecken sich ferner große Luftsäcke (Fig. 955) in ziemlich konstanter Anordnung am Halse, vorne in den Zwischenraum der Furcula (peritrachealer Luftsack), sodann als Brustsäcke in die vorderen und seitlichen Partien der Brust und als Bauchsäcke nach hinten zwischen die Eingeweide bis in die Beckengegend der Bauchhöhle. Die letzteren führen in die Höhlungen der Schenkel- und Beckenknochen, die kleineren vorderen Säcke setzen sich in die Luftzellen der Armknochen und der Haut fort, welche letztere bei größeren, vortrefflich fliegenden Schwimmvögeln *(Sula, Pelecanus)* eine solche Ausbreitung erlangen, daß die Körperhaut bei der Berührung ein knisterndes Geräusch vernehmen läßt. Die Luftsäcke stellen vor allem Luftreservoire vor, welche, durch die Bewegungen des Rumpfes und der Extremitäten zusammengepreßt und erweitert, zu Ventilatoren der Lunge werden. Gegen-

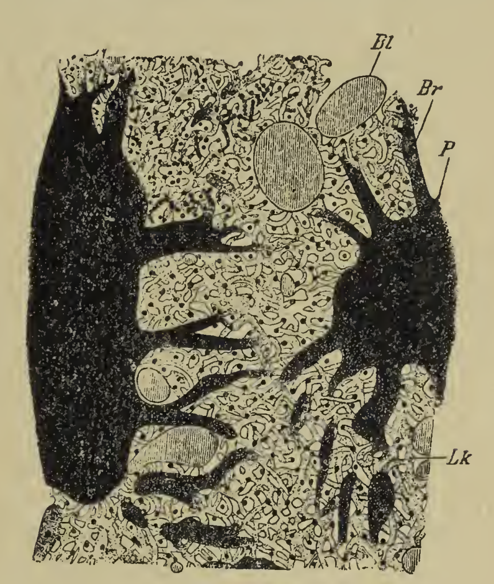


Fig. 956. Schnitt durch zwei injizierte Parabronchien *(P)* mit dem zwischen ihnen vorhandenen Luftkapillarnetz *(Lk)* von *Taeniopygia castanotis* (nach G. Fischer).
Br Bronchioli, *Bl* Blutgefäße.

über der Lunge der übrigen Wirbeltiere, die zugleich der Respiration und als Luftreservoir dient, ist im Atmungsapparat der Vögel eine Arbeitsteilung eingetreten, indem die Lunge zu intensiver Respiration befähigt ist, die Funktion der Luftreservoire den Luftsäcken zufällt. Bei solchen Einrichtungen muß im Zusammenhange mit der rudimentären Ausbildung des Zwerchfells und der eigentümlichen Gestaltung des Thorax der Mechanismus der eigentlichen Atmungsbewegung ein ganz anderer sein als bei den Säugetieren. Die Erweiterung des auch die Bauchhöhle umfassenden Brustkorbes tritt als Folge einer Streckung der Sternocostalknochen und der Entfernung des Brustbeines vom Rumpfe ein. Die Respirationsbewegungen werden daher vornehmlich durch die als Inspirationsmuskeln fungierenden Sternocostalmuskeln und Rippenheber bewirkt.

Die in den Schnabelwinkeln bei Nestjungen australischer *Amadinen* vorkommenden, auch als Leuchtorgane gedeuteten Wärzchen haben sich bloß als lichtreflektierende Organe mit Tapetum erwiesen (Chun).

Die großen langgestreckten Nieren entsprechen morphologisch dem Metanephros; sie liegen in den Vertiefungen des Kreuzbeines eingesenkt und zerfallen durch Einschnitte in eine Anzahl von Läppchen. Die Harnleiter verlaufen hinter dem Rectum und münden medialwärts von den Genitalöffnungen in die Kloake ein. Eine Harnblase fehlt. Das Harnsekret stellt sich nicht als Flüssigkeit, sondern als eine weiße, breiige, rasch erhärtende Masse dar.

Die Geschlechtsorgane schließen sich eng an jene der Reptilien an. Beim Männchen, welches sich nicht nur durch bedeutendere Größe und Körperkraft, sondern auch durch lebhaftere Färbung des Gefieders sowie durch reichere Mannigfaltigkeit der Stimme auszeichnet, liegen an der vorderen Seite der Nieren zwei ovale, zur Fortpflanzungszeit mächtig anschwellende Hoden, von denen der linke meist der größere ist. Die wenig entwickelten, aus einem Teile der Urniere hervorgegangenen Nebenhoden führen in zwei an der Außenseite der Harnleiter herabsteigende Samenleiter, deren Enden häufig zu Samenblasen anschwellen und an der Hinterwand der Kloake auf zwei kegelförmigen Papillen ausmünden. Ein Begattungsorgan fehlt in der Regel. Dagegen ist bei *Apteryx, Rhea, Dromaeus, Casuarius,* den Enten, Gänsen, Schwänen, *Tinamiden* und bei *Crax* ein solches vorhanden. Hier entspringt an der ventralen Wand der Kloake ein gekrümmter, von zwei fibrösen Körpern gestützter Penis, an dessen Spitze (ausgenommen *Apteryx* und *Tinamiden*) ein ausstülpbarer Blindschlauch mündet; eine oberflächliche Rinne dient zur Fortleitung des Spermas während der Begattung. Bei *Struthio* zeigt der gleichfalls mit einer Rinne versehene Penis eine den männlichen Begattungsteilen der Schildkröten und Krokodilen analoge Entwicklung. Unter den beiden fibrösen Körpern verläuft hier ein dritter kavernöser Körper, welcher an der eines vorstülpbaren Blindschlauches entbehrenden Spitze in einen schwellbaren Wulst, eine Glans penis, übergeht. Bei einigen Watvögeln

(Reiher, Ciconia) erhebt sich an der ventralen Wand der Kloake ein warzenförmiger Vorsprung als Rudiment eines Penis.

An den weiblichen Geschlechtsorganen verkümmert das rechtsseitige Ovarium nebst dem Leitungsapparat oder schwindet vollständig. Um so umfangreicher werden zur Fortpflanzungszeit die Geschlechtsorgane der linken Seite, sowohl das traubige Ovarium, als der vielgewundene Eileiter, dessen oberer, mit weitem Ostium beginnender Abschnitt aus den Drüsen seiner längsgefalteten Schleimhaut das geschichtete, an den Enden zu den sog. Hagelschnüren *(Chalazae)* zusammengedrehte Eiweiß und im hinteren Teile die faserige Schalenhaut des Eies abscheidet. Der nachfolgende kurze und weite Abschnitt des Eileiters, der sog. Uterus, dient zur Erzeugung der mannigfach gefärbten porösen Kalkschale; der kurze und enge Endabschnitt mündet an der äußeren Seite des entsprechenden Harnleiters in die Kloake ein. Da, wo sich im männlichen Geschlechte Begattungsteile finden, treten auch im weiblichen Geschlechte Clitorisbildungen an derselben Stelle auf.

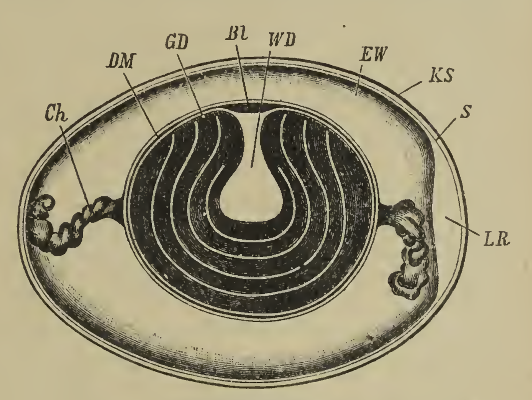


Fig. 957. Schematischer Längsschnitt durch ein unbebrütetes Hühnerei (nach Allen Thomson-Balfour). $^1/_1$

Bl Keimscheibe (sog. Narbe, Hahnentritt, Cicatricula), *GD* gelber Dotter, *WD* weißer Dotter, *DM* Dottermembran, *EW* Eiweiß, *Ch* Chalazen oder Hagelschnüre, *KS* Kalkschale, *LR* Luftkammer, *S* Schalenhaut.

Die Vögel legen ohne Ausnahme Eier ab. Das ausschließliche Auftreten der oviparen Fortpflanzungsform steht zweifelsohne mit der Bewegungsart des Vogels im innigen Zusammenhange. Die umfangreiche Eizelle (Fig. 957) enhält einen großen Nahrungsdotter; der Kern mit einer reichlicheren Ansammlung von Protoplasma erscheint an dem animalen Eipole als weißliche Scheibe (sog. Hahnentritt oder Narbe, *Cicatricula*). Am Dotter läßt sich ein weißer und gelber Dotter unterscheiden. Der erstere ist in nur geringer Menge als dünner Überzug an der Oberfläche sowie in konzentrischen, den gelben Dotter durchsetzenden Schichten vorhanden. In größerer Menge findet er sich unterhalb der Narbe, einen bis zum Zentrum der Eizelle vorspringenden Zapfen bildend, der mit kolbenförmiger Anschwellung (Latebra) endet. Nach außen ist die Eizelle von einer festen Dotterhaut umschlossen, sodann folgt das geschichtete Eiweiß, dessen innerste dichte Schichte sich in zwei aus sehr dichtem zusammengedrehten Eiweiß bestehende Stränge (Hagelschnüre oder Chalazae) fortsetzt, auf dieses die Schalenhaut, zwischen deren beiden Lamellen am stumpfen Eipole sich eine Luftkammer findet, und endlich die kalkige Schale. Die Entwicklung erfordert einen hohen, mindestens der Tem-

peratur des Blutes gleichkommenden Wärmegrad, welcher dem Ei in der Regel durch die Körperwärme des brütenden Vogels zugeführt wird. Die Befruchtung erfolgt bereits im obersten Abschnitte des Eileiters vor der Abscheidung des Eiweißes und der Schalenhaut und hat den alsbaldigen Eintritt der diskoidalen Furchung zur Folge, welche nur den Bildungsdotter (Cicatricula) betrifft. Derselbe hat an dem gelegten Ei bereits die Furchung durchlaufen und sich zur sog. *Keimscheibe* entwickelt. An dem später kahnförmig vom Dotter sich abhebenden Embryo wachsen wie bei den Reptilien Amnion und Allantois hervor (Fig. 861). Die Dauer der Embryonalentwicklung wechselt sowohl nach der Größe des Eies, als auch nach der relativen Ausbildung der ausschlüpfenden Jungen. Der zum Auskriechen reife Vogel sprengt die Schale, und zwar am stumpfen Pole mittels eines scharfen, an der Spitze des Oberschnabels gelegenen Zahnes (Eischwiele).

Die ausschlüpfenden Jungen besitzen im wesentlichen die Organisation des elterlichen Tieres, wenngleich sie in dem Grade ihrer körperlichen Ausbildung noch weit zurückstehen können. Während die Hühnervögel, Kasuare, *Rheae* und Strauße, ferner die meisten Sumpfvögel, die *Lamellirostres, Lariden, Pygopodes,* bereits bei ihrem Ausschlüpfen ein vollständiges Flaum- und Dunenkleid tragen und in der körperlichen Ausbildung so weit vorgeschritten sind, daß sie als *Nestflüchter* alsbald der Mutter auf das Land oder in das Wasser folgen und hier selbständig Nahrung aufnehmen, verlassen andere, wie die *Passeres, Coccygomorphae,* Tauben und Raubvögel etc., frühzeitig ihre Eihüllen; nackt oder nur stellenweise mit Flaum bedeckt, unfähig, sich frei zu bewegen und zu ernähren, bleiben sie als *Nesthocker,* gefüttert und gepflegt von den elterlichen Tieren, noch geraume Zeit im Nest.

Das psychische Leben der Vögel steht ungleich höher als das der Reptilien. Die hohe Ausbildung der Sinne (Augen) befähigt den Vogel zu einem scharfen Unterscheidungsvermögen, mit dem sich ein gutes Gedächtnis verbindet. Der Vogel lernt allmählich unter Anleitung der Eltern Flug und Gesang, er erkennt die Umgebung seines Wohnplatzes, unterscheidet Freunde und Feinde und wählt die richtigen Mittel sowohl zur Erhaltung seiner Existenz als zur Pflege der Brut. Bei einzelnen Vögeln erlangt die Gelehrigkeit und die Fähigkeit der Nachahmung eine außerordentliche Höhe (Staar, Papagei).

Die Äußerungen sowohl des intellektuellen als des instinktiven Lebens erreichen ihren Höhepunkt zur Zeit der *Fortpflanzung,* welche in den gemäßigten und kälteren Klimaten meist in die Zeit des Frühlings (beim Kreuzschnabel ausnahmsweise mitten in den Winter) fällt. Dann erscheint der Vogel in jeder Hinsicht verschönert und vervollkommnet. Die Befiederung zeigt einen intensiveren Glanz und reicheren Farbenschmuck. Das mehr einfarbige *Winterkleid,* welches die Herbstmauserung gebracht hatte, ist mit einem lebhafter gefärbten *Hochzeitskleid* vertauscht. Die Stimme

des Vogels tönt zur Fortpflanzungszeit reiner und klangvoller; das Männchen läßt seinen Gesang erschallen, der ebenso wie die Schönheit des männlichen Gefieders als Reizmittel auf das Weibchen wirken mag. Von Befiederung und Stimme abgesehen, erscheint das ganze Betragen des Vogels unter dem Einflusse der geschlechtlichen Erregung verändert (Liebestänze, „*Balze*", als Vorspiel der Begattung). Mit Ausnahme der Hühner, Fasane u. a. leben die Vögel in Monogamie, oft nur zur Fortpflanzungszeit paarweise vereinigt, indem sie sich später zusammenscharen und in größeren Gesellschaften Züge und Wanderungen unternehmen. Indessen gibt es auch für das Zusammenwandern vereinzelter Pärchen einige Beispiele.

Die meisten Vögel bauen ein Nest und suchen für dasselbe einen geeigneten Platz meist in der Mitte ihres Wohnbezirkes. Nur wenige (Steinkäuze, Ziegenmelker etc.) begnügen sich damit, ihre Eier einfach auf den Erdboden abzulegen, andere (Raubmöven, Seeschwalben, Strauße) scharren wenigstens eine Grube aus oder (Waldhühner) treten eine Vertiefung in Moos und Gras ein. Am kunstvollsten sind die Nester von Vögeln, welche fremde Stoffe mit ihrem klebrigen Speichel zusammenleimen (Kleiber) oder feine Geflechte aus Moos, Wolle und Halmen verweben (Weber). In der Regel baut das Weibchen ausschließlich das Nest und die Hilfe des Männchens beschränkt sich auf das Herbeitragen der Materialien, doch gibt es auch Beispiele für die Beteiligung des Männchens an der Ausführung des Kunstbaues (Schwalbe, Webervögel); in anderen Fällen (Hühnervögel, Edelfink) nimmt das Männchen am Nestbau überhaupt gar keinen Anteil. Viele Seevögel, wie die Alken und Pinguine legen nur ein Ei, die großen Raubvögel, Tauben, Segler und Kolibris zwei Eier. Ungleich höher steigt die Zahl derselben bei den Singvögeln, noch mehr bei den Lamellirostres, bei den Hühnern und Straußen. Ebenso verschieden ist die Dauer der Brutzeit, welche sich nach der Größe des Eies und dem Grade der Ausbildung des ausschlüpfenden Jungen richtet. Während die Kolibris und Goldhähnchen 11 bis 12, die Singvögel 15 bis 18 Tage brüten, brauchen die Hühner 3 Wochen, die Schwäne die doppelte Zeit und die Strauße 7 bis 8 Wochen zum Brutgeschäft, das im wesentlichen auf einer gleichmäßigen, oft durch nackte Stellen (Brutflecken) begünstigten Erwärmung der Eier durch den Körper des brütenden Vogels beruht. In der Regel liegt das Brutgeschäft ausschließlich der Mutter ob, die während dieser Zeit vom Männchen mit Nahrung versorgt wird. Nicht selten aber, wie bei Tauben, Kibitzen und zahlreichen Schwimmvögeln, lösen sich beide Gatten regelmäßig ab. Bei *Struthio* brütet das Weibchen nur die erste Zeit, später übernimmt das Männchen das Brutgeschäft vornehmlich zur Nachtzeit fast ausschließlich. Auch gibt es Beispiele von ausschließlicher Brutpflege des Männchens *(Rhea, Casuarii)*, welches in diesem Falle zuweilen minder lebhaft gefärbt ist, wie bei *Rostratula (Rhynchaea), Phalaropus* etc. Auffallend ist das Verhalten zahlreicher Kuckucke, insbesondere unseres einheimischen Kuckucks (auch des Trupials), welcher Nestbau und

Brutpflege anderen Vögeln überläßt und seine kleinen Eier einzeln in Intervallen von etwa 8 zu 8 Tagen dem Eiergelege verschiedener Singvögel unterschiebt. Die Pflege und Auffütterung der Jungen fällt meist ausschließlich oder doch vorwiegend dem weiblichen Vogel zu, dagegen nehmen in der Regel beide Eltern gleichen Anteil an dem Schutze und an der Verteidigung der Brut.

Von den Tätigkeiten abgesehen, welche auf die Fortpflanzung Bezug haben, äußert sich der Instinkt der Vögel vornehmlich im Spätsommer und Herbst als Trieb zur Wanderung und noch rätselhafter als zuverlässiger Führer auf der Wanderschaft. Wenige Vögel der kälteren und gemäßigten Klimate halten im Winter an ihrem Brutorte aus (*Standvögel,* Steinadler, Eulen, Raben, Elstern, Spechte, Zaunkönige, Meisen, Waldhühner etc.); viele streichen ihrer Nahrung halber in größerem und kleinerem Kreise umher (*Strichvögel,* Drosseln, Berg- und Edelfinken, Spechte, Goldammer, Finken, Haubenlerche). Andere unternehmen vor Eintritt der kalten und nahrungsarmen Jahreszeit Wanderungen und ziehen in großen Gesellschaften vereinigt aus nördlichen Klimaten in gemäßigte, aus diesen in südliche Gegenden (*Zugvögel,* Schwalben und Störche, Dohlen, Krähen und Staare, Wildgänse, Kraniche etc.), um in denselben zu überwintern und mit beginnendem Frühjahr wieder in die Heimat, das heißt die Gegend des Brutortes, zurückzukehren. Eine Erklärung des überaus merkwürdigen instinktiven Wandertriebes und der an diesen anknüpfenden regelmäßigen, über große Ländergebiete sich bewegenden Züge scheint unter Verwertung der klimatischen und geographischen Veränderungen, welche die Erdoberfläche während der jüngeren Tertiärzeit und der auf diese folgenden Diluvialzeit erfahren hat, möglich zu sein. Man hat sich in erster Linie zu vergegenwärtigen, daß bei eintretendem Nahrungsmangel eine durch das Flugvermögen unterstützte Migration in benachbarte, oft auch weiter entfernte Gegenden erfolgen wird. Die ersten Anfänge des „Wanderns“ oder „Ziehens“ sind in den während der kalten, nahrungsarmen Jahreszeit regelmäßig ausgedehnten Streifzügen der Strichvögel zu erkennen. Während und infolge des allmählichen Klimawechsels mußten sich aber die Verbreitungsbezirke der Vögel allmählich ändern, mit dem Eintritt der Eiszeit von Norden nach Süden und später nach derselben umgekehrt von Süden nach Norden bedeutend verschieben und das Ziehen nach diesen Richtungen bei dem Wechsel der Jahreszeiten in den einander folgenden Generationen als regelmäßige Wanderung erhalten bleiben. Das Ziehen ist somit eine durch die Ernährungs- und Lebensverhältnisse für die Artexistenz notwendig gewordene, durch unzählige Generationen vererbte Gewohnheit, aus welcher sich der zur bestimmten Jahreszeit auftretende Trieb zum Fortziehen erklärt. Die vielfachen Wege aber, auf denen die Zugvögel wandern, werden nicht einfach durch die gerade Richtung von Süd und Nord bezeichnet, sondern sind höchst verschlungene *„Zugstraßen“,* welche im allgemeinen den uralten Wegen entsprechen, auf denen die Aus-

breitung der Vogelart in früherer Zeit erfolgte. Natürlich sind die Zugstraßen der Landvögel im allgemeinen verschieden von denen der Sumpfvögel und Küstenvögel, welche letztere (z. B. Möwen, Schwäne, Eiderente, Bernickelgans), durch die Nahrung an die Meeresküste gefesselt, längs dieser über große Länderstrecken dahinziehen, aber auch ausgedehnte Meeresstrecken überschreiten, welche in der Vorzeit durch Küstenland oder Inselgruppen vertreten waren (Grönland, Island, Färöer, England); ebenso weisen die Straßen, auf denen die Zugvögel über das Mittelmeer nach Afrika gelangen, auf zusammenhängendes Land oder Inselgruppen der vordiluvialen Zeit hin (Straße von Gibraltar—Korsika, Sardinien, Tunis—Italien, Sizilien, Malta, Tripolis—Kleinasien, Cypern, Ägypten). Jedoch auch in den übrigen Fällen erfährt der Vogelzug längs der Küsten Verdichtungen. Für die Einhaltung von Zugstraßen wirken eben noch bestimmte Naturverhältnisse (Wasserwege, meteorologische Verhältnisse) mit ein, so daß nicht in allen Fällen die Zugstraßen den ehemaligen Ausbreitungswegen der Art entsprechen.

Für die geologische Geschichte dieser Klasse liegt nur ein sehr spärliches Material vor. Von den fiederschwänzigen *Archaeopteryx lithographica* des Jura *(Saururae)* (Fig. 7) abgesehen, gehören die ältesten Reste der Kreide an. Diese Vögel zeichneten sich durch den Besitz von Zähnen aus *(Odontornithen)*, welche im Oberkiefer und Unterkiefer in Rinnen (*Odontocolcae, Hesperonis*, Fig. 9) oder in Gruben (*Odontotormae, Ichthyornis*, Fig. 8) saßen, während den zahnlosen Zwischenkiefer schnabelartig eine Hornscheide bekleidete. In der Tertiärzeit werden die Überreste häufiger, sind indessen für eine nähere Bestimmung unzureichend; dagegen treten im Diluvium zahlreiche Typen jetzt lebender Nesthocker sowie merkwürdige Riesenformen auf, von denen einzelne nachweisbar in historischer Zeit ausgestorben sind *(Aepyornis, Dinornis, Didus)*.

Die Klassifikation der Vögel bietet mit Rücksicht auf die relative Einförmigkeit der Gestaltung und Organisation und in Hinsicht auf die vielen Konvergenzerscheinungen große Schwierigkeiten. Es erklären sich aus diesen Verhältnissen die so außerordentlich divergierenden Systeme der verschiedenen Autoren. Nimmt man mit Haeckel die *Saururae* in die Klasse der Vögel auf, so sind ihnen nach demselben Autor alle übrigen Vögel als Subklasse *Ornithurae* gegenüberzustellen.

Die *Ornithurae* werden gewöhnlich nach Merrems und Huxleys Vorgang in *Carinatae* (mit Brustbeinkamm) und *Ratitae* (ohne Brustbeinkamm, wie Strauße, Kiwi) eingeteilt, welche letztere jedoch in ihren Besonderheiten durch Rückbildung des Flugvermögens kaum als systematische Einheit gelten können. Einzelne flugunfähige Formen mit mehr oder weniger rückgebildeten Brustbeinkiel und Schwungfedern haben offenbar erst in jüngeren Perioden ähnliche Rückbildungen wie die Ratiten erfahren, repräsentieren aber Glieder von Carinatenfamilien, so der ausgestorbene *Didus* und der noch lebende *Stringops*.

Über die Stammesgeschichte der Vögel wurden sehr verschiedene Ansichten ausgesprochen. Huxley und Gegenbaur glaubten aus der ähnlichen Gestaltung der hinteren Extremität gewisse *Dinosaurier (Ornithopodidae, Compsognathus)* als Stammformen betrachten zu können, aus denen sich zuerst die flugunfähigen Ratiten, später aus diesen die Carinaten entwickelt hätten. Dagegen betrachtete R. Owen irrigerweise die langschwänzigen *Pterosaurier (Rhamphorhynchus)* als Ausgangsgruppe, um von derselben durch die Archaeopterygier als Zwischengruppe die *Carinaten* abzuleiten, wogegen er, und gewiß mit vollem Rechte, die Ratiten auf sekundär flugunfähig gewordene Formen zurückführte.

Noch unzutreffender ist freilich die von einigen Autoren verfochtene Ansicht von einem diphyletischen Ursprunge der Vögel, nach welcher die Dinosaurier mit ihren reduzierten Vorderextremitäten zu den *Odontocolcae (Hesperornis)* und von diesen zu den flugunfähigen *Ratiten,* die Pterosaurier, beziehungsweise eine andere nicht näher zu bestimmende Sauriergruppe der mesozoischen Periode zu den *Carinaten* geführt habe. Die Übereinstimmung der Ratiten und Carinaten in der Gestaltung des Skelets und der inneren Organe ist aber eine in allen wesentlichen Zügen so vollständige, daß die Entstehung dieses einheitlichen Typus von zwei verschiedenen Stammgruppen als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden muß.

Wenn auch die Ratiten in vieler Hinsicht auf einen primitiveren Entwicklungszustand hinweisende Eigenschaften zeigen, so sind diese zum Teil als sekundäre, im Anschluß an den früher oder später erfolgten Verlust des Flugvermögens eingetretene Rückbildungen verständlich. Offenbar gingen dem Carinatenstamme abweichend gestaltete Typen mit geringerem Flugvermögen und primitivem Verhalten der Flügel und Befiederung voraus, aber diese deckten sich gewiß nicht mit den die Ratiten auszeichnenden Merkmalen. Vielmehr werden wir uns die Stammeltern der Vögel als saurierartige Tiere von geringer oder mittlerer Größe vorzustellen haben, welche sich beim Gang ausschließlich auf die Hinterextremitäten stützten und diese zum Klettern und zum Sprunge benützten, während bei ziemlich gleichmäßiger Bekleidung des Körpers mit kleinen Federschuppen die Vordergliedmaßen, bereits mit oberer (zwischen Oberarm, Unterarm, Handbeuge) und unterer (zwischen Körperseite und Armbeuge) Hautduplikatur von relativ bedeutender Entwicklung versehen, beim Sprunge nach Art eines Fallschirmes, beziehungsweise unter flatternder Bewegung in Funktion traten. Möglicherweise vollzog sich dieser Gestaltungsprozeß unter mehrfachen Modifikationen, von denen eine zur Entstehung der ausgestorbenen *Saururae* führte.

In der folgenden systematischen Übersicht ist großenteils V. Carus gefolgt, dabei jedoch einigen anderen Gruppierungen Rechnung getragen.

1. Unterklasse: Saururae.

Vögel mit langem Schwanz und paarweise entsprechend den Wirbeln desselben angeordneten Konturfedern, mit Zähnen in den Kiefern, mit drei bekrallten eidechsenartigen Fingern der Hand, mit Bauchrippen und amphicoelen Wirbeln.

Hierher gehört bloß *Archaeopteryx lithographica* v. Mey. aus dem oberen Jura (Fig. 7).

2. Unterklasse. Ornithurae.

Vögel mit kurzem Schwanz und fächerförmig an demselben angeordneten Steuerfedern, mit von Hornscheiden bekleideten Kiefern und verwachsenen drei Fingern der Hand.

1. Ordnung. **Struthiones, echte Strauße.**

Flugunfähige Vögel von bedeutender Korpergröße ohne Brustbeinkamm (Ratitae), mit Pygostyl, mit weichen Schwung- und Schwanzfedern, mit zweizehigen Lauffüßen und breitem flachen Schnabel.

Die Struthiones sind die größten Vögel der heutigen Tierwelt. Sie besitzen einen breiten und flachen Schnabel. Die Mundspalte ist sehr tief. Der relativ kleine Kopf und der lange Hals sind wenig befiedert. Die hohen kräftigen Laufbeine haben bloß zwei (3. und 4.) Zehen mit stumpfen Nägeln. Im Skeletbau prägen sich im Zusammenhang mit der Verkümmerung der Flügel Eigentümlichkeiten aus, welche diese Vögel als ausschließliche Läufer charakterisieren. Fast sämtliche Knochen sind schwer, mit sehr reduzierter Pneumatizität. Das Brustbein stellt eine breite, wenig gewölbte Platte ohne Brustbeinkamm dar. Claviculae fehlen. Die Processus uncinati sind rudimentär. Im Beckengürtel besteht eine Symphyse der Schambeine. Am Schädel ist der Vomer kurz, ohne Artikulation mit den Palatina und Pterygoidea. Ein Pygostyl ist ausgebildet. Das Gefieder bekleidet den Körper mit Ausnahme fast nackter Stellen am Kopfe, Hals, Extremitäten und Bauch ziemlich gleichmäßig, ohne eine Anordnung von Federfluren zu zeigen. Eine Dunenbekleidung fehlt, die Konturfedern besitzen einen biegsamen Schaft und weiche zerschlissene Fahnen. Ein Afterschaft fehlt. Die Flügel- und Schwanzfedern sind groß. Am 1. und 2. Finger, gelegentlich auch am 3. Finger, findet sich ein Nagel. Ein Syrinx fehlt. Penis ohne ausstülpbaren Blindschlauch. Am Brutgeschäfte beteiligen sich beide Geschlechter. Sind Nestflüchter.

Fam. *Struthionidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Struthio camelus* L., zweizehiger Strauß. Erreicht eine Höhe von über 2·5 m. Lebt gesellig. Steppen Afrikas, Arabiens.

2. Ordnung. **Rheae.**

Flugunfähige Vögel von ansehnlicher Körpergröße, ohne Brustbeinkamm (Ratitae), ohne Pygostyl. mit weichem zerschlissenen Gefieder und dreizehigen Lauffüßen, mit breitem flachen Schnabel.

Die Rheae erinnern in ihrer äußeren Erscheinung an die echten Strauße, mit denen sie in eine Gruppe gestellt wurden, unterscheiden sich von letzteren jedoch in vielen Merkmalen.

Der Schnabel ist breit und flach. Kopf und Hals sind befiedert, das Gefieder weich, Flügel und Schwanzfedern groß. Ein Afterschaft fehlt. Der verkümmerte Flügel endet mit drei Fingern und trägt einen Sporn. Die Beine besitzen einen sehr langen Lauf und enden mit drei bekrallten Zehen. An dem wie bei den Struthiones schweren, wenig pneumatischen Skelete fehlt die Clavicula. Der Beckengürtel ist in einer Symphyse der Sitzbeine geschlossen. Am Schädel artikuliert der Vomer mit den Palatina und Pterygoidea. Ein Syrinx ist vorhanden. Das Brutgeschäft wird bloß vom Männchen besorgt. Sind Nestflüchter.

Fam. *Rheidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Rhea americana* L., Nandu. Lebt gesellig und polygam. Pampas des südl. Südamerika.

3. Ordnung. **Casuarii.**

Flugunfähige große Vögel ohne Brustbeinkamm (Ratitae), ohne Pygostyl, mit haarähnlichem Gefieder, mit stark reduzierten Flügeln, mit dreizehigen Lauffüßen und gekieltem Schnabel.

Die Casuarii, früher mit den Rheae und Struthiones in eine Gruppe *Struthiomorphae* vereinigt, entfernen sich auch in ihrer äußeren Erscheinung von den letztgenannten Laufvögeln.

Der Schnabel ist gekielt, der Kopf und kürzere Hals sind meist nackt. Das Gefieder ist haarähnlich, Alle Federn mit gleichgroßem Afterschaft. Die Konturfedern der Flügel sind bei den Kasuaren auf fünf fahnenlose Stacheln reduziert. Der stark rudimentäre Flügel mit bloß einem einen Nagel tragenden Finger. Der Schwanz ist verkümmert. Die Beine sind kräftige Lauffüße mit kurzem Laufe und enden mit drei große Krallen tragenden Zehen. Im wenig pneumatischen Skelete fehlt eine Symphyse des Beckengürtels, ebensowenig ist ein Pygostyl ausgebildet. Rudimentäre Claviculae (bei *Dromaeus* zeitlebens ziemlich gut entwickelt) vorhanden. Im Kopfskelete sind die großen Gaumenfortsätze des Oberkiefers mit Vomer und Intermaxillare verwachsen. Der Vomer groß mit Palatina und Pterygoidea in Artikulation. Ein Syrinx fehlt. Das Brutgeschäft besorgt nur das Männchen. Sind Nestflüchter.

Fam. *Casuariidae,* Kasuare. Mit seitlich kompressem Schnabel. Kopf mit helmartigem Aufsatz. Kopf und Hals nackt mit lebhaft gefärbter runzeliger Haut und herabhängenden Lappen. Konturfedern der Flügel stachelartig. Leben in Trupps. Sind Waldbewohner. *Casuarius emeu* Lath. (*galeatus* Bonn.), Helmkasuar. Neuguinea.

Fam. *Dromaeidae.* Schnabel breit, mit Firste. Hals und Kopf kurz befiedert. Flügel und Schwanz ohne Schwingen und Steuerfedern. Schenkel befiedert. Leben in Trupps und sind Waldbewohner. *Dromaeus novae-hollandiae* Lath., Emu. Australien.

4. Ordnung. **Dinornithes, Moas.**

Ausgestorbene, meist große Vögel ohne Brustbeinkamm (Ratitae), mit sehr reduzierten Flügeln oder ohne Flügel. Beine mächtig, drei- oder vierzehig.

Die Dinornithen (*Dinornis maximus, D. ingens* etc.) waren flugunfähige, straußenähnliche Vögel von plumpem Bau. Manche erreichten eine riesige Körpergröße (bis $3^1/_2$ Meter Höhe). Reiche Knochenreste derselben sind aus dem Pleistocän und aus der rezenten Zeit von Neuseeland bekannt. Auch Fußspuren sowie Reste von Muskeln, Haut, Federn mit Afterschaft und Eifragmente wurden gefunden. Die Dinornithen sind gegenwärtig ausgestorben, wurden aber erst von den eingeborenen Maoris ausgerottet.

5. Ordnung. **Aepyornithes.**

Ausgestorbene große Vögel ohne Brustbeinkamm (Ratitae), mit augenscheinlich rudimentären Flügeln und langen starken, meist vierzehigen Beinen.

Im Pleistocän und Alluvium von Madagaskar gefundene Skeletreste und wohlerhaltene kolossale Eier (dreimal so groß als Straußeneier) weisen auf Riesenvögel (*Aepyornis*, darunter *Ae. maximus*, vielleicht der Vogel Ruc des Marco Polo) hin, die noch unzureichend bekannt sind. Manche Arten wurden wahrscheinlich erst in historischer Zeit ausgerottet.

6. Ordnung. **Apteryges, Kiwis.**

Vögel ohne Brustbeinkamm (Ratitae) und Pygostyl, mit stark reduzierten Flügeln, ohne Schwung- und Steuerfedern, mit kräftigen vierzehigen Beinen, langem und schlankem Schnabel.

Der Körper dieser Vögel, etwa von der Größe eines starken Huhnes, ist ganz und gar mit langen, locker herabhängenden, haarartigen Federn bedeckt, welche die Flügelstummel vollständig verdecken (Fig. 958). Die kräftigen, niedrigen Beine sind mit Schildern bekleidet, die drei nach vorne gerichteten Zehen mit Scharrkrallen bewaffnet, die hintere Zehe kurz und vom Boden erhoben.



Fig. 958. *Apteryx oweni.* $^1/_4$

Der von einem kurzen Halse getragene Kopf läuft in einen langen und rundlichen Schnepfenschnabel aus, an dessen äußerster Spitze die Nasenöffnungen münden. Am Skelet ist der Mangel einer Crista sterni hervorzuheben; auch kommt ein Pygostyl nicht zur Ausbildung. Die Claviculae fehlen. Processus uncinati sind wohl entwickelt. Hand mit nur einem einen Nagel tragenden Finger.

Die Kiwis sind Nachtvögel, die sich den Tag über in Erdlöchern versteckt halten und zur Nachtzeit auf Nahrung ausgehen. Sie ernähren sich von Insektenlarven und Würmern, leben paarweise und legen zur Fortpflanzungszeit, wie es scheint zweimal im Jahre, ein auffallend großes Ei, welches in einer ausgegrabenen Erdhöhle vom Männchen, nach anderen vom Männchen und Weibchen abwechselnd bebrütet werden soll.

Fam. *Apterygidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Apteryx australis* Shaw. *A. mantelli* Bartl. *A. oweni* J. Gd. Neuseeland (Fig. 958).

7. Ordnung. **Tinamiformes.**

Carinate Vögel mit zusammengesetzten Schnabelscheiden, kurzen gerundeten Flügeln und kurzem Schwanz, ohne Pygostyl. Schädel straußenähnlich. Lauf lang.

Die Tinamiformes zeigen nächste verwandtschaftliche Beziehungen zu den Hühnervögeln und Rallen, weisen aber manche Merkmale auf, die bei den straußenartigen Vögeln zu finden sind. Sie sind von mittlerer Körpergröße, besitzen einen langen und sanft gebogenen Schnabel, kurze runde Flügel, einen sehr kurzen Schwanz, zuweilen ohne Steuerfedern, und einen langen Lauf; die Hinterzehe bleibt klein oder verkümmert. Im Skelet ist der Mangel der Ausbildung eines Pygostyls hervorzuheben, am Schädel trennt der breite Vomer die Palatina und Pterygoidea vom Sphenoidalrostrum (Dromaeognathie Huxley). Die Tinamiformes sind schlechte Flieger, laufen aber sehr schnell. Die zahlreichen schön gefärbten Eier werden in eine Mulde auf dem Boden abgelegt. Sind Nestflüchter.

Fam. *Tinamidae (Crypturidae),* Steißhühner. Mit den Charakteren der Ordnung. *Tinamus tao* Temm. *Crypturus cinereus* Gm. *Rhynchotus rufescens* Temm. Südamerika.

8. Ordnung. **Gallinacei (Rasores), Hühnervögel, Scharrvögel.**

Carinate Land- oder Baumvögel von mittlerer, zum Teil bedeutender Körpergröße, von gedrungenem Baue, mit kurzen abgerundeten Flügeln, starkem, meist gewölbtem und an der Spitze herabgebogenem Schnabel und kräftigen Sitzfüßen, in der Regel Nestflüchter.

Die hühnerartigen Vögel besitzen im allgemeinen einen gedrungenen, reich befiederten Körper mit kleinem Kopf und kräftigem Schnabel, kurzem oder mittellangem Hals, meist kurzen abgerundeten Flügeln, mittelhohen Beinen und wohlentwickeltem, aus zahlreichen Steuerfedern zusammengesetztem Schwanz. Oft finden sich am Kopfe nackte Stellen sowie schwell-

bare Kämme und Hautlappen, letztere vornehmlich als Auszeichnungen des männlichen Geschlechtes. Der Schnabel bleibt an seiner Basis weichhäutig und mit Federn bekleidet, zwischen denen eine harte Schuppe als Bedeckung der Nasenlöcher hervortritt. Das Gefieder der Hühnervögel ist derb und straff, oft schön gezeichnet und mit reichen, metallisch glänzenden Farben geziert (Männchen). Da die Flügel in der Regel kurz und abgerundet sind, erscheint der Flug schwerfällig; nur die Steppenhühner fliegen rasch. Die kräftigen, niedrigen oder mittelhohen Beine sind meist bis zur Fußbeuge, selten bis zu den Zehen befiedert und enden mit Sitzfüßen (Fig. 949 *c*). Oberhalb der hocheingelenkten Hinterzehe findet sich oft am Lauf des Männchens ein spitzer Sporn, welcher dem Tiere als Waffe dient. Die Hühner halten sich vornehmlich auf dem Boden auf. Zum andauernden Laufen vorzüglich tauglich, suchen sie ihren Lebensunterhalt auf dem Boden, ernähren sich besonders von Beeren, Knospen und Körnern, indessen auch von Insekten und Gewürm; sie bauen auch ihr kunstloses Nest meist auf der flachen Erde oder in niedrigem Gestrüpp, seltener auf hohen Bäumen und legen in dasselbe eine große Zahl von Eiern ab. In der Regel lebt der Hahn mit zahlreichen Hennen vereint und kümmert sich nicht um die Brutpflege. Sind meist Nestflüchter. Die Hühner erweisen sich als leicht zähmbar und wurden daher schon seit den ältesten Zeiten als Haustiere nutzbar gemacht.

Fam. *Cracidae (Penelopidae),* Baumhühner. Große hochbeinige Baumvögel mit wohlgebildeten Schwingen und langem abgerundeten Schwanz. Lauf ohne Sporn. An Kopf und Hals häufig nackte Stellen. *Crax alector* L., Hokko, *Pauxis (Urax) galeata* Lath. Südamerika. *Penelope cristata* L. Mittel- und Südamerika.

Hier schließen sich die *Opisthocomidae,* Schopfhühner, an. *Opisthocomus hoazin* Müll. Sind halb Nesthocker. Südamerika.

Fam. *Megapodiidae:* Hochbeinige Hühner von mittlerer Größe, mit kleinem Kopf, kurzem, breitem Schwanz und sehr großen, stark bekrallten Füßen, deren lange Hinterzehe in gleicher Höhe mit den Vorderzehen eingelenkt ist. Legen ihre großen Eier in einen Haufen zusammengetragener Pflanzenteile, die in Fäulnis geraten, oder in Vertiefungen des Sandes. Die Jungen schlüpfen bereits mit dem Federkleide aus dem Ei. *Megacephalon maleo,* Temm., Maleo, auf Celebes. *Catheturus (Talegalla) lathami* Lath. *Megapodius duperreyi* Less. et Garn. (*tumulus* J. Gd.). Australien.

Fam. *Phasianidae,* echte Hühner. Der teilweise, besonders in der Wangengegend unbefiederte Kopf ist häufig mit gefärbten Kämmen, Hautlappen oder Federbüschen geziert und besitzt einen kurzen oder mittellangen, stark gewölbten Schnabel mit kuppig herabgebogener Spitze. Beide Geschlechter sind meist auffallend verschieden, das männliche größer und reicher geschmückt. *Pavo cristatus* L., Pfau. Indien, Ceylon. *Argusianus argus* L., Argufasan. Siam, Sumatra. *Meleagris gallopavo* L., Truthuhn. Mexiko, Texas. Stammform des domestizierten Puters. *Lophophorus impeyanus* Lath. (*refulgens* Temm.), Glanzfasan. Himalaja. *Gennaeus nycthemerus* L., Silberfasan. China. *Phasianus colchicus* L., gemeiner Fasan. Südosteuropa, Transkaukasien. *Ph. (Syrmaticus) reevesi* Gray. Königsfasan. China. *Chrysolophus pictus* L., Goldfasan. China. *Gallus ferrugineus* Gm. (*bankiva* Temm.), Bankivahuhn. Indien, Sundainseln. Stammform unseres Haushuhns. *Numida meleagris* L., Perlhuhn. Westafrika. *Crossoptilon auritum* Pall., Ohrfasan. Südchina. *Tragopan satyra* L., Satyrhuhn. Süd-Himalaja. *Caccabis saxatilis* M. W., Steinhuhn. In den Gebirgen von Mittel- und Süd-

europa. *C. rufa* L., Rothuhn. Südwesteuropa. *Perdix perdix* L., Rebhuhn. Europa, Zentralasien. *Coturnix coturnix* L., Wachtel. Ist Zugvogel, Europa, Asien, Afrika. Hier schließt sich an *Colinus (Ortyx) virginianus* L. Nordamerika.

Fam. *Tetraonidae,* Waldhühner. Der Körper ist gedrungen, der Hals kurz, der Kopf klein und befiedert, höchstens mit einem nackten Streifen über dem Auge. Beine niedrig, meist bis auf die Zehen herab befiedert. *Tetrastes bonasia* L., Haselhuhn. Nord- und Mittelleuropa und -Asien. *Tympanuchus cupido* L., Präriehuhn. Nordamerika. *Tetrao urogallus* L., Auerhuhn. *Lyrurus tetrix* L., Birkhuhn. Europa, Asien. Bastarde zwischen Auerhenne und Birkhahn als *Tetrao medius* Mey., Rakelhuhn, bekannt. *Lagopus mutus* Montin (*alpinus* Nilss.), Schneehuhn. Hoher Norden und Alpen. *L. albus* Gm., Moorhuhn. Arkt. Zone.

Fam. *Pteroclidae,* Flughühner. Kleine Hühner mit kleinem Kopf, kurzem Schnabel, niedrigen schwachen Beinen, langen, spitzen Flügeln und keilförmigem Schwanz. Die kurzzehigen Füße mit hochsitzender, stummelförmiger Hinterzehe oder ohne die letztere. *Pterocles arenarius* Pall., Sandflughuhn. Südeuropa, Nordafrika. *Syrrhaptes paradoxus* Pall., Fausthuhn, in den Steppen der Tatarei, gelegentlich im nördlichen Deutschland.

9. Ordnung. **Columbae, Tauben.**

Carinate Nesthocker mit schwachem, weichhäutigem, in der Umgebung der Nasenöffnungen blasig aufgetriebenem Schnabel, mit mittellangen zugespitzten Flügeln und niedrigen Sitz- oder Spaltfüßen.

Die Tauben schließen sich am nächsten den Flug- oder Wüstenhühnern an. Sie sind Vögel von mittlerer Größe mit kleinem Kopf, kurzem Hals und niedrigen Beinen. Der Schnabel ist länger als bei den Hühnern, aber schwächer und an der hornigen, etwas aufgeworfenen Spitze sanft gebogen (Fig. 952 *k*). An der Basis des Schnabels erscheint die schuppige Decke der Nasenöffnungen bauchig aufgetrieben, nackt und weichhäutig. Die mäßig langen, zugespitzten Flügel befähigen zu einem raschen und gewandten Fluge. Der schwach gerundete Schwanz enthält meist 12, selten 14 oder 16 Steuerfedern. Das straffe Gefieder liegt dem Körper glatt an und zeigt sich nach dem Geschlechte kaum verschieden. Die niedrigen Beine sind nicht zum schnellen und anhaltenden Laufe tauglich und enden mit Spaltfüßen oder Sitzfüßen, deren wohlentwickelte Hinterzehe dem Boden aufliegt. Die Tauben besitzen einen paarigen Kropf, der zur Brutzeit bei beiden Geschlechtern ein rahmartiges Sekret zur Atzung der Jungen absondert. Über alle Erdteile verbreitet, halten sie sich paarweise oder zu Gesellschaften vereint mehr in Waldungen auf und nähren sich fast ausschließlich von Körnern und Sämereien. Die im Norden lebenden Arten



Fig. 959. *Columba livia* (n. Naumann). ca. $^1/_5$

sind Zugvögel, die anderen Strich- und Standvögel. Sie leben in Monogamie und legen meist zwei Eier in ein kunstlos gebautes Nest. Am Brutgeschäft beteiligen sich beide Geschlechter. Die Jungen verlassen das Ei fast ganz nackt, mit geschlossenen Augenlidern und bedürfen geraume Zeit hindurch der mütterlichen Pflege.

Fam. *Columbidae.* Schnabel stets ungezähnt, mit glatten Rändern. *Carpophaga aenea* L. Indien, Sundainseln. *Columba livia* Briss., Felstaube, schieferblau, mit weißen Deckfedern der Schwanzwurzel, zwei schwarzen Flügelbinden und schwarzer Schwanzbinde. Stammform der zahlreichen Rassen der Haustaube. Nistet auf Felsen und Ruinen und ist von den Küsten des Mittelmeeres an weit über Europa, Nordafrika und Asien verbreitet (Fig. 959). *C. oenas* L., Holztaube. Europa, Westasien. *C. palumbus* L. Ringeltaube. Europa, Nordafrika. Westasien. *Ectopistes migratorius* L. Wandertaube. Nordamerika. Gegenwärtig ausgestorben. *Turtur turtur* L., Turteltaube. Europa, Nordafrika. *T. douraca* Hdgs. (*risorius* Pall.), Lachtaube. Südosteuropa bis Japan. *Caloenas nicobarica* L. Nikobaren, Sundainseln. *Goura coronata* L., Krontaube. Neuguinea.



Fig. 960. *Didunculus strigirostris* (nach Gould). ca. 1/4.

Fam. *Didunculidae.* Schnabel stark, mit hakig übergreifender Spitze. Unterschnabel mit zwei starken Zähnen. *Didunculus strigirostris* Jard., Zahntaube. Samoainseln (Fig. 960).

Fam. *Dididae,* Dronten. Mit rudimentären Schwanz und Flügeln. Schnabel länger als der Kopf, großenteils von weicher nackter Haut überzogen, an der hornigen Spitze hakig gekrümmt. Lauf kurz. Waren zur Zeit Vasco da Gamas auf einer kleinen Insel (Mauritius) an der Ostküste Afrikas und auf den Maskarenen noch häufig, sind aber im 17. Jahrhundert aus der Reihe der lebenden Vögel verschwunden. Wir kennen die Erscheinung dieser Tiere aus Resten und Bildern. *Didus cucullatus* L. (*ineptus* L.), Dodo. Mauritius. *Pezophaps solitarius* Gm., Solitaire. Insel Rodriguez.

10. Ordnung. **Lari (Gaviae).**

Carinate Wasservögel mit langen, spitzen oder mit kurzen Flügeln, mit Schwimmfüßen. Schnabel seitlich zusammengedrückt, meist mit hakiger Spitze. Nares perviae.

In dieser Ordnung erscheinen neueren Auffassungen gemäß Möwen und Alken vereinigt. Es sind Schwimmvögel mit langen schlanken oder kurzen Flügeln, welche gesellig leben und sich von Fischen und Mollusken ernähren. Sie tauchen mit großem Geschick, indem sie entweder aus der

Luft im Stoße herabschießen (Stoßtaucher) oder beim Schwimmen plötzlich in die Tiefe des Wassers rudern (Schwimmtaucher).

Fam. *Laridae*, Möwen. Leichtgebaute schwalben- oder taubenähnliche Schwimmvögel mit langen spitzen Flügeln und oft gabeligem Schwanz, verhältnismäßig hohen dreizehigen Schwimmfüßen und freier Hinterzehe. Sind Nestflüchter. Ihrer Lebensweise nach erscheinen sie als Raubvögel, die als Stoßtaucher die Beute erhaschen. *Sterna fluviatilis* Naum. (*hirundo* L.), Seeschwalbe. Europa, Asien. *Rhynchops nigra* L., Scheerenschnabel. Nord- und Zentralamerika (Fig. 952 *i*). *Larus minutus* Pall., Zwergmöwe. Europ. Küsten, Sibirien. *L. ridibundus* L., Lachmöwe. Europa, Asien, Nordafrika. *L. argentatus* Brünn., Silbermöwe. Europa, Nordamerika. *L. canus* L., Sturmmöwe. Nordeuropa, Asien. *Stercorarius (Lestris) parasiticus* L., Raubmöwe. Nördl. Meere.

Fam. *Alcidae*, Alken. Flügel kurz, zum Fluge wenig tauglich, mit kleinen Schwungfedern. Die Schwimmfüße mit rudimentärer oder ohne Hinterzehe. Schwanz kurz, stufig. Haben ihre gemeinsamen Brutplätze an den Küsten (Vogelberge), wo sie ihre Eier einzeln in Erdlöchern oder Nestern ablegen und die ausschlüpfenden Jungen auffüttern. *Alca impennis* L., Riesenalk. Nordatlant. Gegenwärtig ausgerottet. *A. torda* L., Tordalk. Nordatlant. *Uria troile* K., dumme Lumme. *U. grylle* L., Grill-Lumme. *Fratercula (Mormon) arctica* L., Larventaucher. Nordatlant.

11. Ordnung. **Grallae, Sumpfvögel.**

Carinate Vögel mit verlängertem Hals und verlängerten Watbeinen, deren Vorderzehen geheftet oder mit gelappten Hautsäumen versehen oder frei sind. Hinterzehe klein oder fehlend. Schnabel meist schlank, vom Kopfe abgesetzt, am Grunde von weicher Haut bedeckt.

Die Sumpfvögel besitzen, von einigen Ausnahmen abgesehen, Watbeine mit großenteils nackter, frei aus dem Rumpfe vorstehender Schiene und verlängertem, oft getäfeltem oder geschientem Lauf. Nur wenige haben Laufbeine und sind Landvögel (Trappe), einzelne (Wasserhühner) schließen sich in ihrer Lebensweise sowie durch die Kürze der Beine und Bildung der Zehen den Schwimmvögeln (Fig. 949 *k*) an, schwimmen und tauchen gut, fliegen aber schlecht. Der Höhe der Beine entspricht ein verlängerter Hals und meist auch ein langer Schnabel. Übrigens variiert die Größe und Form des letzteren mannigfach. Auch die Füße zeigen sich nach der Größe und Verbindung der Zehen sehr verschieden. Die Flügel erlangen meist eine mittlere Größe, der Schwanz dagegen bleibt kurz. Die Konturfedern besitzen stets einen Afterschaft. Die Sumpfvögel sind bezüglich ihrer Nahrung auf das Wasser angewiesen, diesem jedoch in anderer Weise angepaßt als die Schwimmvögel. Sie leben mehr in sumpfigen Distrikten, am Ufer der Flüsse und durchschreiten seichte Stellen, um Schnecken und Gewürm oder Frösche und Fische aufzusuchen, nähren sich teilweise aber auch von Pflanzenteilen und Samen. Sie sind meist Zugvögel, leben paarweise in Monogamie, bauen kunstlose Nester auf der Erde, seltener auf dem Wasser und sind mit Ausnahme der Kraniche Nestflüchter.

Fam. *Rallidae*, Wasserhühner. Schnabel mittellang, hoch und seitlich komprimiert. Flügel kurz, abgerundet, daher der Flug meist schwerfällig. Schwanz auch kurz. Lauf mittellang, dagegen sind die meist dünnen, lang bekrallten Zehen sehr

lang. Führen teils zu den Hühnervögeln hin. *Rallus aquaticus* L., Wasserralle (Fig. 961). *Crex crex* L. (*pratensis* Bchst.), Wiesenschnarre, Wachtelkönig. *Porzana porzana* L., Europa, Westasien, Nordafrika. *Gallinula chloropus* L., Rohrhuhn. Europa, Asien, Afrika. *Porphyrio porphyrio* L., Sultanshuhn. Nord- und Westafrika. *Fulica atra* L., Bleßhuhn. Zehen von gelappten Hautsäumen umzogen (Fig. 949 *m*). Europa, Asien, Nordafrika. Hier schließt sich an *Parra jacana* L. Mit einem Sporn am Flügel. Südamerika.

Fam. *Scolopacidae,* Schnepfenvögel. Kopf mittelgroß, stark gewölbt, mit langem, dünnem und meist weichem, von nervenreicher Haut überkleidetem Schnabel. Vorderzehen geheftet oder mit kurzen Schwimmhäuten (Fig. 949 *k*). *Recurvirostra avocetta* L., Säbelschnäbler (Fig. 952 *h*). *Numenius arquatus* L., großer Brachvogel. Europa, Asien, Afrika. *Limosa lapponica* L., Uferschnepfe. Europa, Westsibirien, Nordafrika. *Totanus fuscus* L. Europa, Asien, Nordafrika. *Pavoncella (Machetes) pugnax* L., Kampfhahn. *Tringa canutus* L. Weit verbreitet. *Gallinago gallinago* L. (*media* Leach), Bekassine, Sumpfschnepfe. *Limnocryptes gallinula* L., Moorschnepfe. *Scolopax rusticola* L., Waldschnepfe. Europa, Asien, Nordafrika. *Rostratula (Rhynchaea) capensis* L. Afrika, Südasien. *Phalaropus lobatus* L. (*hyperboreus* L.), Wassertreter. Die Männchen beider besorgen die Brutpflege. Norden der alten Welt.



Fig. 961. *Rallus aquaticus*, Männchen (nach Naumann). ca. 1/3

Fam. *Charadriidae,* Läufer. Mit ziemlich dickem Kopfe, kurzem Halse und mittellangem, hartrandigem Schnabel. *Haematopus ostralegus* L., Austernfischer. Europa, Asien, Nordafrika. *Vanellus vanellus* L. (*cristatus* M. W.), Kibitz. Europa, Asien, Afrika. *Charadrius pluvialis* L., Goldregenpfeifer. Europa, Westasien. Hier schließen sich an *Cursorius gallicus* Gm. (*isabellinus* Mey.). Nordafrika, Südwestasien. *Pluvianus aegyptius* L., Krokodilwächter. Mittelmeerländer. *Oedicnemus oedicnemus* L. (*crepitans* Temm.). In Steppen von Südeuropa, Afrika, Westasien, auch Deutschland.

Fam. *Otididae.* Ziemlich große schwere Vögel mit mittellangem, am Grunde breitem Schnabel. Schwanz und Flügel mittellang. Lauf lang und kräftig. Hinterzehe fehlt. *Otis tarda* L., Große Trappe. *O. tetrax* L., Zwergtrappe. Europa, Asien, Nordafrika.

Fam. *Cariamidae.* Mit mittellangem, an der Spitze hakigem Schnabel. Flügel kräftig, Schwanz lang. Füße sehr hoch. *Cariama (Dicholophus) cristata* L., Seriema. Lebt von Insekten, Eidechsen, Schlangen. Südamerika. Hier schließt sich an *Psophia crepitans* L., Trompetenvogel. Südamerika.

Fam. *Gruidae,* Kraniche. Mit langem Schnabel und Hals, mit langen Flügeln. Schwanz kurz, Lauf sehr lang. Nesthocker. *Grus grus* L., Gemeiner Kranich. Europa, Nordafrika. *Anthropoides virgo* L., Jungfernkranich. Südeuropa, Asien, Nordafrika.

12. Ordnug. **Lamellirostres, Siebschnäbler.**

Carinate Wasservögel mit in der Regel breitem, am Grunde hohem und weichhäutigem Schnabel; dessen Ränder mit quer vorspringenden Hornplättchen. Flügel mäßig lang. Lauf meist kurz; Vorderzehen in der Regel durch ganze Schwimmhäute verbunden, Innenzehe nach hinten gerichtet, klein, frei.



Fig. 962. *Chauna chavaria* (aus règne animal). ca. $^{1}/_{10}$

Einen Hauptcharakter dieser Gruppe bildet der breite Schnabel, der, von einer weichen nervenreichen Haut bekleidet, an den Rändern Hornplättchen trägt und mit einer nagelartigen Kuppe endet. Dem Schnabel entsprechend ist die Zunge groß und am Rande gefranst. Der Körper ist meist gedrungen schwerfällig, der Hals lang. Die Flügel erreichen eine mäßige Länge, der Schwanz ist kurz. Die Füße sind Schwimmfüße (Fig. 949 *i*). Die Tiere bewohnen vorzugsweise die Binnengewässer, schwimmen und tauchen vorzüglich. Die aus dem Schlamme gewonnene tierische Nahrung erbeuten sie durch Gründeln, nehmen aber auch Pflanzennahrung auf. Die Nester sind kunstlos und werden in der Nähe des Wassers, auch in Baum- und Felsenhöhlen angelegt und mit Dunen ausgekleidet. Sind Nestflüchter. Die Lamellirostres leben gesellig und sind Zugvögel.

Fam. *Anatidae.* Schnabel mittellang, Ränder gerade, Spitze mit hornigem Nagel. Beine kurz, Schienen bis fast zur Ferse befiedert. *Chen hyperboreus* Pall., Polargans. Nordasien, Nordamerika. *Anser anser* L. (*cinereus* M. W.), Wildgans. Stammform unserer Hausgans. Europa. *A. fabalis* Lath. (*segetum* Gm.), Saatgans. Nordeuropa. *Cygnus cygnus* L. (*musicus* Bchst.), Wildschwan. *C. olor* Gm., Höckerschwan. Europa, Asien, Nordafrika. *Tadorna tadorna* L., Brandente. *Anas boscas* L., Wildente, Stockente. Stammform unserer Hausente. Weit verbreitet. *Nettion crecca* L., Krickente. Europa, Asien, Nordafrika. *Fuligula fuligula* L., Reiherente. Norden d. alten Welt. *Somateria mollissima* L., Eiderente. Arkt. Europa und Amerika. *Mergus albellus* L., Kleiner Säger. *Merganser (Mergus) merganser* L., Großer Säger. Nordeuropa. Nordasien (Fig. 952 *f*).

Fam. *Palamedeidae.* Mit komprimiertem, zugespitztem Schnabel, Hornlamellen zahlreich, aber schwach. Flügeln mit 2 dornigen Krallen. Füße hoch. Zehen nur am

Grunde mit kleiner Bindehaut. *Palamedea cornuta* L., Wehrvogel. *Chauna chavaria* L., Hirtenvogel. Wird gezähmt. Trägt seinen Namen von seiner Verwendung als Hüter der Hühner- und Gänseherden. Südamerika (Fig. 962).

Fam. *Phoenicopteridae.* Schnabel in der Mitte nach unten geknickt. Hornlamellen dicht und niedrig. Hals und Beine ungemein lang. Zehen kurz, mit ganzen Schwimmhäuten. Diese Tiere stimmen vielfach mit den Störchen überein, zu denen sie auch häufig eingereiht werden. *Phoenicopterus roseus* Pall. (*antiquorum* Gray), Flamingo. Südeuropa, Asien, Afrika (Fig. 952 *a*).

13. Ordnung. **Ciconiae (Herodiones), Watvögel.**

Carinate Vögel mit langem Schnabel, der sich vom Kopf kaum absetzt, bis zur Basis hornig ist, ohne Wachshaut; mit sehr verlängerten Hals und Beinen. Vorderzehen geheftet, Hinterzehe lang, auftretend.

Die Ciconiae weichen von den Grallae, mit denen sie früher vereinigt wurden, im Bau des Schnabels und Schädels ab. Die Augen- und Zügelgegend sind nackt. Alle zeichnen sich durch hohe Stelzfüße mit gehefteten Vorderzehen aus (Fig. 949 *g*). Der Hals erscheint in der Regel sehr verlängert. Die Flügel sind mäßig lang. Konturfedern und Dunen besitzen einen Afterschaft. Sie leben an Gewässern und nähren sich vornehmlich von Wassertieren. Bauen ihre Nester meist auf Bäumen. Sind Nesthocker.

Fam. *Ibididae.* Mit langem, rundlichem, sichelförmig gekrümmtem Schnabel. Oberschnabel mit Längsfurchen. Zunge klein. *Ibis aethiopica* Lath. (*religiosa* Cuv.), heiliger Ibis. Afrika, Südwestasien. *Plegadis falcinellus* L., Sichelreiher. Weit verbreitet, auch Südeuropa (Fig. 952 *p*). *Eudocimus ruber* L., Scharlachibis. Mittel- und Südamerika. *Platalea leucerodia* L., Löffelreiher. Mittel- und Südeuropa, Afrika, Asien (Fig. 952 *b*).

Fam. *Ciconiidae*, Störche. Von plumperem Körperbau. Schnabel dicker und höher. Oft nackte Stellen an Kopf und Hals. Klappern mit dem Schnabel. *Tantalus loculator* L. Amerika. *Ciconia ciconia* L., Storch. Mittel- und Südeuropa, Asien, Afrika. *Anastomus lamelligerus* Temm., Klaffschnabel (Fig. 952 *m*). *Ephippiorhynchus (Mycteria) senegalensis* Shaw (Fig. 952 *o*), Sattelstorch. *Leptoptilus crumeniferus* Less. (*argala* Temm.), Marabu. Trop. Afrika.

Fam. *Ardeidae*, Reiher. Kopf klein, meist mit Federbusch im Nacken, mit scharfkantigem langen Schnabel. Zehen lang und dünn. *Balaeniceps rex* J. Gd., Schuhschnabel. Weißer Nil (Fig. 952 *l*). *Ardea cinerea* L. Weit verbreitet. *Herodias alba* L. (*egretta* Bchst.), Silberreiher. Südeuropa, Asien, Afrika. *Ardetta minuta* L., Zwergrohrdommel. Süd- und Mitteleuropa, Asien, Afrika. *Nycticorax nycticorax* L., Nachtreiher. Weit verbreitet. *Botaurus stellaris* L., Rohrdommel. Europa, Asien, Afrika. *Cochlearius cancrophagus* L. (*Cancroma cochlearia* L.), Kahnschnabel. Südamerika.

14. Ordnung. **Steganopodes, Ruderfüßer.**

Carinate große Schwimmvögel mit kleinem Kopf, Schnabel mit einer Seitenfurche. Mit Ruderfüßen.

Die Steganopoden bilden eine wohlbegrenzte Gruppe, die verwandtschaftliche Beziehungen zu den Ciconiae und zu den Tubinares besitzt und vor allem durch die Ruderfüße (Fig. 949 *n*) charakterisiert ist. Der lange

Schnabel variiert in seiner Form, besitzt aber immer Seitenfurchen, in denen die Nasenlöcher liegen. Sie nähren sich von Fischen, die sie im Stoße tauchend erbeuten. Ihr kunstloses Nest wird auf Felsen und Bäumen angelegt. Sind Nesthocker.

Fam. *Pelecanidae.* Schnabel lang, Oberschnabel mit hakiger Spitze, zwischen den Unterkieferästen ein großer Hautsack (Fig. 952 *g*): *Pelecanus onocrotalus* Gm., Pelikan. Europa, Nordafrika, Asien.

Fam. *Phalacrocoracidae,* Scharben. Schnabel mit scharfer hakiger Spitze. An der Basis des Unterschnabels ein kleiner Hautsack. Zehen stark bekrallt. *Phalacrocorax carbo* L., Kormoran. Weit verbreitet. *Plotus anhinga* L., Schlangenhalsvogel. Trop. Amerika. Hier schließt sich an *Fregata (Tachypetes) aquila* L., Fregattvogel. Trop. Meere.

Fam. *Sulidae.* Schnabel lang, sehr stark, in eine wenig herabgekrümmte Spitze ausgehend. Flügel und Schwanz sehr lang. *Sula bassana* L., Tölpel. Nordatl. Ozean.

Fam. *Phaëthontidae.* Mit langem, an den Rändern gesägtem Schnabel. *Phaëton aethereus* L., Tropikvogel. Pazif. u. Atl. Oz.

15. Ordnung. **Tubinares, Sturmvögel.**

Carinate möwenähnliche Vögel mit zusammengesetzter Hornscheide des starken, hakig gebogenen Schnabels. Nasenöffungen röhrig verlängert. Mit Schwimmfüßen ohne oder mit stummelförmiger Hinterzehe.

Die Sturmvögel, oft mit den Möwen in eine Gruppe *Longipennes* ververeinigt, repräsentieren eine mit den Steganopoden und Impennes verwandte besondere Gruppe von Formen. Der hakig an der Spitze gebogene Schnabel besitzt zusammengesetzte Hornscheiden und röhrige Aufsätze der Nasenöffnungen (Fig. 963). Die Füße sind Schwimmfüße mit ganz oder bis auf einen nageltragenden Stummel reduzierter Hinterzehe. Die Sturmvögel sind wahre pelagische Vögel von ausdauerndem Fluge. Nisten gemeinsam an felsigen Küsten, auf denen das Weibchen ein Ei ablegt. Sind Nesthocker.

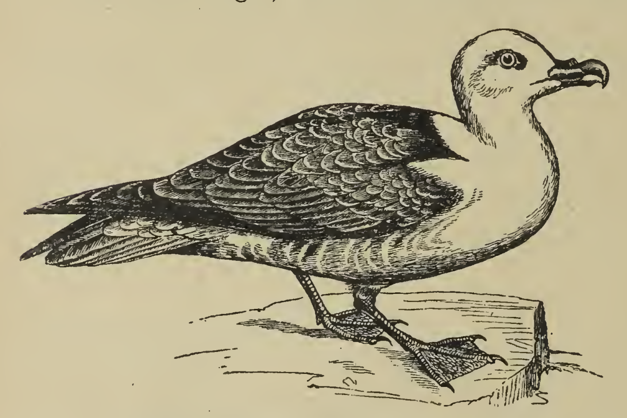


Fig. 963. *Fulmarus (Procellaria) glacialis* (nach Naumann). $^1/_5$

Fam. *Procellariidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Procellaria (Thalassidroma) pelagica* L., St. Petersvogel, Sturmschwalbe. Nordwesteuropa bis Westafrika. *Puffinus anglorum* Briss., Sturmtaucher. Atl. Oz. *Fulmarus glacialis* L., Eissturmvogel. Nördl. Eismeer (Fig. 963). *Diomedea exulans* L., Albatros. Südl. Still. u. Atl. Oz.

16. Ordnung. **Impennes (Sphenisciformes).**

Flugunfähige carinate Vögel mit zusammengesetzter Schnabelscheide, mit flossenähnlichen Flügeln und kurzem Schwanz, mit kurzen Schwimmfüßen, deren vier Zehen alle nach vorn gerichtet sind.

Die in diese Gruppe gehörigen Pinguine stehen den Tubinares nahe. Ihr ziemlich langer gerader Schnabel besitzt eine aus mehreren Stücken zusammengesetzte Hornscheide. Die Flügel sind klein, flossenähnlich, ohne Schwungfedern und mit kleinen, schuppenartigen Federn bedeckt (Fig. 964). Der Schwanz ist kurz, mit steifen Federn. Die kurzen Schwimmfüße besitzen eine verkümmerte, nach vorne gerichtete Hinterzehe und sind so weit nach hinten gerückt, daß der Körper auf dem Boden fast senkrecht getragen wird. Sie fliegen gar nicht. Sind vorzügliche Schwimmtaucher und rudern dabei mittels der Flügel. Stehen zur Brutzeit in aufrechter Haltung und in langen Reihen — sog. Schulen — geordnet. Sie legen in eine Erdvertiefung nur ein Ei ab, welches sie in aufrechter Stellung bebrüten, aber auch zwischen den Beinen im Federpelze mit sich forttragen können. Beide Geschlechter beteiligen sich am Brutgeschäfte. Sind Nesthocker.



Fig. 964. *Aptenodytes patagonica* (aus Brehm). $^{1}/_{12}$

Fam. *Spheniscidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Aptenodytes patagonica* Forst., Königspinguin. Antarkt. Ins. (Fig. 964). *Eudyptes chrysocome* Forst. Feuerland, Kap, Antarkt. Ins. *Spheniscus demersus* L., Brillenpinguin. Küste von Südafrika.

17. Ordnung. **Pygopodes, Steißfüßer.**

Carinate Vögel mit einfacher Schnabelscheide, mit kurzen Flügeln, mit kurzem oder verkümmertem Schwanz, mit Schwimmfüßen.

Die Pygopoden bilden in Hinsicht auf zahlreiche Eigentümlichkeiten eine besondere Gruppe, die noch am meisten Beziehungen zu den Steganopoden zeigt. Der Körper ist wie bei den Impennes walzenförmig. Der spitze, gerade Schnabel besitzt eine einfache Scheide. Die Flügel bleiben kurz, der Schwanz sehr kurz oder verkümmert. Der frei vorstehende Lauf ist seitlich stark komprimiert. Die Füße sind Schwimmfüße oder Spaltschwimmfüße (Fig. 949 *l*). Die Pygopoden schwimmen vortrefflich und tauchen. Sie bauen auf dem Wasser ein schwimmendes Nest. Sind Nestflüchter.

Fam. *Colymbidae,* Taucher. Vorderzehen mit ganzer Schwimmhaut. Schwanz sehr kurz. *Colymbus glacialis* L., Eistaucher. Nördl. Amerika und Europa.

Fam. *Podicipedidae,* Haubentaucher. Vorderzehen mit breitem Hautsaume (Spaltschwimmfüße) (Fig. 949 *l*). Schwanz verkümmert. *Podicipes fluviatilis* Tunst. (*minor* Gm.), Flußtaucher. Mitteleuropa, Mittelasien. *P. cristatus* L., Haubentaucher. Weit verbreitet.

18. Ordnung. **Accipitres.**

Kräftig gebaute carnivore carinate Vögel mit an der Spitze hakig übergreifendem Schnabel und stark bekrallten Sitzfüßen.

Die Tagraubvögel (Accipitres) bildeten mit den Nachtraubvögeln (Eulen, Striges) die Ordnung der *Raubvögel.* Neuere Untersuchungen lassen diese Zusammenordnung als eine nicht natürliche erscheinen und begründen die Trennung in verschiedene Ordnungen. Die Accipitres werden als den Cormoranen und Ciconiae verwandt betrachtet. Die Accipitres charakterisieren sich bei kräftigem Körperbau vornehmlich durch die hohe Entwicklung der Sinnesorgane sowie durch die besondere Ausbildung des Schnabels und der Fußbewaffnung. Der Schnabel (Fig. 952 *e*) wird an der komprimierten Wurzel von einer weichen, die Nasenöffnung umschließenden Wachshaut bekleidet, die schneidenden Ränder und die hakig herabgebogene Spitze des Oberschnabels sind überaus hart und hornig. Alle zeichnen sich durch große Flügel aus. Die starken Zehen sind mit überaus kräftigen Krallen bewaffnet, welche die bis zur Fußbeuge befiederten Sitzfüße zum Fangen der Beute geeignet machen (Fig. 949 *f*). Vor der Verdauung erweichen die Accipitres die aufgenommene Speise im Kropf, aus dem sie die zusammengeballten Federn und Haare als „Gewölle“ ausspeien. In der Regel brütet das Weibchen allein, dagegen beteiligt sich das Männchen an der Herbeischaffung der Nahrung. Sind Nesthocker und ernähren sich vom Raube.

1. Tribus. *Grypomorphae.* Mit Nares perviae. Syrinx ohne Muskeln.

Fam. *Cathartidae.* Schnabel mehr oder weniger verlängert. Kopf und oberer Teil des Halses nackt. *Sarcorhamphus gryphus* L., Kondor. Hochgebirge Südamerikas. *Cathartes papa* L., Königsgeier. Trop. Amerika. *Rhinogryphus aura* L., Truthahngeier. Amerika.

2. Tribus. *Aëtomorphae.* Mit Nares imperviae. Syrinx mit Muskeln.

Fam. *Serpentariidae.* Körper schlank, mit langem Hals, langen Flügeln und Schwanz und stark verlängerten Läufen. Schnabel mit ausgedehnter Wachshaut, seitlich komprimiert, stark gebogen. *Serpentarius (Gypogeranus) secretarius* Scop., Sekretär. Mit Federbusch. Fliegt schlecht, läuft gut, lebt von Schlangen. Afrika.

Fam. *Vulturidae,* Geier. Von bedeutender Körpergröße, mit langem, geradem, nur an der Spitze herabgebogenem Schnabel. Kopf und Hals bleiben oft großenteils nackt, der Nacken wird oft kragenartig von Flaumen und Federn umsäumt. *Vultur monachus* L., Mönchsgeier. Südeuropa, Nordafrika, Asien. *Gyps fulvus* Gm. Europa, Nordafrika. *Neophron percnopterus* L., Aasgeier. Südeuropa, Afrika, Südwestasien.

Fam. *Falconidae,* Falken. Mit ziemlich kurzem und meist gezähntem Schnabel (Fig. 952 *e*), befiedertem Kopf (selten mit nackten Wangen) und Hals. Läufe mittel-

hoch, zuweilen befiedert. Krallen kräftig. *Gypaëtus barbatus* L., Lämmergeier, Bartgeier, Geieradler. Hochgebirge von Mittel- und Südeuropa, Zentralasien. *Circus aeruginosus* L. (*rufus* Gm.), Rohrweihe. *C. cyaneus* L., Kornweihe. *Astur palumbarius* L., Hühnerhabicht. Europa, Asien, Nordafrika. *Accipiter nisus* L., Sperber. Mitteleuropa u. -Asien. *Aquila chrysaëtus* L., Steinadler. Europa, Nordasien, Nordamerika. *A. heliaca* Sav. (*imperialis* Bchst.), Kaiseradler. Südeuropa, Asien. *A. maculata* Gm. (*naevia* Briss.), Schreiadler. Europa, Asien, Nordafrika. *Haliaëtus albicilla* L., Seeadler. Nordeuropa, Nordasien. *Archibuteo lagopus* Brünn., Rauchfußbussard. Nordeuropa, -Asien, -Amerika. *Buteo buteo* L., Mäusebussard. Europa. *Milvus milvus* L. (*regalis* Briss.), Gabelweihe, roter Milan. Europa, Kleinasien, Nordafrika. *Pernis apivorus* L., Wespenbussard. *Tinnunculus tinnunculus* L., Turmfalk, Rüttelfalk. Europa, Asien, Afrika. *Falco peregrinus* Tunst., Wanderfalk. Weit verbreitet. *F. subbuteo* L., Lerchenfalk, Baumfalk. Mittel- u. Südeuropa. *Hierofalco candicans* Gm., Jagdfalk. Im hohen Norden von Europa, Amerika (Fig. 952 *e*).

Fam. *Pandionidae*. Mit Wendezehe. Schnabel kurz, mit langer Hakenspitze. *Pandion haliaëtus* L., Flußadler. Weit verbreitet.

19. Ordnnng. **Striges.**

Nächtliche carinate Raubvögel mit kurzem, hakig gekrümmtem Schnabel, mit Wendezehefüßen.

Die Striges sind durch manche Merkmale von den Accipitres, mit denen sie als *Raptatores* vereinigt waren, schärfer geschieden; ihrer Abstammung nach werden sie von einer Anzahl von Forschern mit den Caprimulgiden und Coraciae in nähere Beziehung gestellt.

Der Körper der Eulen ist kurz, gedrungen, der Kopf groß, oft mit Ohrbüscheln versehen. Der kurze Schnabel erscheint stark entwickelt, von der Wurzel an hakig gekrümmt. Die große Ohröffnung wird meist von einem Ohrdeckel geschützt. Die Augen sind groß, nach vorn gerichtet und zuweilen von einem Kranze steifer Federn schleierartig umstellt (Fig. 965). Die Flügel sind meist lang, der Schwanz kurz. Die meist kurzen Füße sind gewöhnlich ganz befiedert, die äußere Zehe eine Wendezehe. Am Darm fehlt ein Kropf, die Blinddärme zeichnen sich durch Länge aus. Syrinx mit einem Muskelpaare. Sind nächtliche Raubvögel und Nesthocker.



Fig. 965. Kopf von *Strix flammea*. 1/4

Fam. *Strigidae*. Mit den Charakteren der Ordnung. *Asio otus* L. (*Otus vulgaris* Flem.), Waldohreule. Europa, Asien, Nordafrika. *A. accipitrinus* Pall. (*Otus brachyotus* Forst.), Sumpfohreule. Kosmopolitisch. *Bubo bubo* L., Uhu. Europa. *Pisorhina scops* L., Zwergohreule. Süd- und Mitteleuropa, Asien, Nordafrika. *Syrnium aluco* L., Waldkauz. Europa, Kleinasien, Nordafrika. *Surnia ulula* L., Sperbereule. Nordeuropa, Nordasien, Nordamerika. *Nyctea scandiaca* L. (*nivea* Thunb.), Schneeeule. Arktische Zone. *Carine (Athene) noctua* Scop., Steinkauz. Mittel- und Südeuropa, Asien. *Glaucidium passerinum* L., Sperlingseule. Nord- und Mitteleuropa. *Strix flammea* L., Schleiereule. Weit verbreitet. (Fig 965.)

20. Ordnung. **Psittaci, Papageien.**

Carinate Vögel mit hohem, an dem Stirnbein gelenkig verbundenem Oberschnabel und kurzem, abgestutztem Unterschnabel, mit fleischiger dicker Zunge und mit Kletterfüßen, deren zwei nach vorn gewendete Mittelzehen an der Basis geheftet sind.

Die Papageien bilden eine wohlbegrenzte Vogelgruppe, die den Coccygomorphae am nächsten steht. Es sind Klettervögel mit lebhaft gefärbtem Gefieder. Der häufig gezähnte Oberschnabel ist an seiner mit dem Stirnbein gelenkig verbundenen Wurzel von einer Wachshaut bedeckt und greift mit hakenförmiger Spitze, die am Hinterrande Kerben (Feilenrillen) besitzt, über den kurzen abgestutzten Unterschnabel. Die Zunge ist dick und fleischig. Die Beine besitzen einen kurzen, netzförmig getäfelten Lauf und enden mit Kletterfüßen, deren beide an der Basis geheftete Mittelzehen nach vorn gekehrt, die Außen- und Innenzehe nach hinten gewendet sind. Die Füße werden auch handartig zum Ergreifen der Nahrung benutzt. Die Papageien sind Nesthocker; sie ernähren sich von Pflanzenstoffen und gehören den warmen Gegenden, die meisten Amerika an.

Fam. *Psittacidae*. Zunge glatt. Feilenrillen an der Hinterfläche der Oberschnabelspitze quer oder schräg. *Stringops habroptilus* Gray, Nachtpapagei. Von eulenähnlichem Habitus, mit Federschleier. Neuseeland. *Callocephalon galeatum* Lath., Helmkakadu. Südaustralien. *Cacatua alba* P. L. Müll. Austro-malaiische Ins. *Calopsitta novae-hollandiae* Gm. Australien. *Psittacus erithacus* L., Jako. Afrika. *Ara ararauna* L., Arara, Trop. Amerika. *Psittacula passerina* L., Sperlingspapagei. Brasilien. *Eclectus roratus* Müll., Edelpapagei. Austro-malaiische Ins. *Palaeornis torquata* Briss., Halsbandsittich. Indien, Ceylon. *Platycercus elegans* Gm. *Nanodes discolor* Shaw. *Melopsittacus undulatus* Shaw, Wellensittich. *Pezoporus formosus* Lath., Erdsittich. Australien.

Fam. *Trichoglossidae*. Zungenspitze pinselförmig, mit feinen Hornfasern. Feilenrillen der Oberschnabelspitze longitudinal. *Nestor notabilis* J. Gd. Neuseeland. *Lorius lory* L., Papualori, Neuguinea. *Trichoglossus haematodes* L. Timor.

21. Ordnung. **Coccygomorphae.**

Carinate Vögel mit verlängertem, verschieden gestaltetem, zuweilen beweglich mit dem Schädel verbundenem Schnabel. Mit kleiner flacher Zunge. Flügeldeckfedern lang. Mit Schreit- oder Kletterfüßen, zuweilen mit ein oder zwei Wendezehen.

Nach Huxleys Vorgang erscheinen in dieser Ordnung eine Anzahl von Familien zusammengefaßt, welche in einem Teile auch als *Scansores* vereinigt werden. Es sind hier verschiedenartige Vögel vereint, welche entweder Kletterfüße oder Schreitfüße (Fig. 949 *e*) besitzen, auch können eine oder zwei Zehen Wendezehen sein. Der Schnabel ist oft groß, zeichnet sich aber stets durch große Leichtigkeit aus und entbehrt einer Wachshaut. Der Oberschnabel ist zuweilen beweglich mit dem Schädel verbunden. Die Beine sind am Laufe selten befiedert, im übrigen genetzt oder getäfelt. Die

meisten bewohnen Waldungen, nisten in hohlen Bäumen und nähren sich von Insekten, einige von Früchten. Sind Nesthocker.

Fam. *Rhamphastidae,* Pfefferfresser. Mit sehr großem, zahnrandigem Schnabel (Fig. 952 *n*) und schmaler, horniger, am Rande gefaserter Zunge. Flügel abgerundet, Schwanz groß. Mit Kletterfüßen. *Rhamphastos toco* Müll., Tukan. *Pteroglossus aracari* L., Arassari. Brasilien (Fig. 966).

Fam. *Galbulidae,* Glanzvögel. Mit langem, starkem, pfriemenförmigem Schnabel, der am Grunde mit Borsten umgeben ist. Lauf sehr kurz. Innenzehe fehlt zuweilen. *Galbula viridis* Lath., Jakamar. Brasilien. Hier schließt sich an *Bucco macrorhynchus* Gm., Bartkuckuck. Südamerika.

Fam. *Cuculidae,* Kuckucke. Mit sanft gebogenem, tief gespaltenem Schnabel, langen spitzen Flügeln, keilförmig zugespitztem Schwanz und Wendezehe an den Kletterfüßen. *Coccystes glandarius* L., Heherkuckuck. Südeuropa, Westasien, Afrika. *Cuculus canorus* L., gemeiner Kuckuck. Das Weibchen brütet die Eier nicht selbst, sondern legt sie einzeln in die Nester anderer Vögel. Europa, Asien, Afrika. *Chrysococcyx cupreus* Bodd., Goldkuckuck. Trop. Afrika.

Fam. *Trogonidae.* Schnabel kurz und stark, mit meist gezähnten Rändern; die weite Mundspalte mit Borsten umgeben. Flügel kurz, Schwanz lang, Füße schwach. Mit Kletterfüßen, an denen die beiden äußeren Zehen nach vorn, die inneren nach hinten gerichtet sind. Gefieder weich, mit metallischem Glanz. *Trogon collaris* Vieill. Trop. Amerika. *Pharomacrus mocinno* La Llave (*Calurus resplendens* J. Gd.). Mittelamerika.



Fig. 966. *Pteroglossus aracari* (aus règne animal). $^1/_4$

Fam. *Musophagidae.* Vom Habitus der Hühnervögel, mit kräftigem, hohem, am Rande gezähntem Schnabel. Beine mit langen Läufen. *Turacus (Corythaix) persa* L. *Musophaga violacea* Is. Afrika. Hier schließt sich an *Colius colius* L. (*capensis* Gm.). Mit äußerer und innerer Wendezehe. Südafrika.

Fam. *Coraciadae,* Racken. Große, schön gefärbte Vögel mit scharfrandigem, tief gespaltenem und an der Spitze übergebogenem Schnabel, langen Flügeln. *Coracias garrula* L., Blauracke, Mandelkrähe. Europa, Westasien, Afrika.

Fam. *Meropidae,* Bienenfresser. Mit langem, sanft abwärts gebogenem und komprimiertem Schnabel. Läufe kurz. Mit Schreitfüßen. Flügel zugespitzt, mit langen Deckfedern. *Merops apiaster* L. Südliches Europa, Westasien, Afrika.

Fam. *Upupidae,* Wiedehopfe. Mit langem, gebogenem, seitlich kompressem Schnabel. Flügeldecken und Lauf kurz. Die zwei äußeren vorderen Zehen nur an der Basis verbunden. *Upupa epops* L., Wiedehopf. Europa, Asien, Afrika.

Fam. *Bucerotidae,* Nashornvögel. Rabenähnliche Vögel von bedeutender Größe, mit kolossalem, überaus leichtem, gezähneltem und abwärts gekrümmtem Schnabel und hornartigem Aufsatz am Grunde des Oberschnabels. Zuweilen Teile des Kopfes und des Halses nackt. *Bucorvus abyssinicus* Bodd. Abessinien. *Buceros rhinoceros* L. Malakka, Sumatra, Java, Borneo.

Fam. *Alcedinidae,* Eisvögel. Mit großem Kopf und langem, gekieltem, kantigem Schnabel, verhältnismäßig kurzen Flügeln und kurzem Schwanz. Läufe niedrig, mit Schreitfüßen. *Dacelo gigas* Bodd. Australien. *Halcyon coromandus* Lath. Ostasien. *Alcedo ispida* L. Europa, Asien, Nordafrika. *Ceryle rudis* L., Graufischer. Südeuropa, Asien, Afrika.

22. Ordnung. **Pici, Spechte.**

Carinate Vögel mit starkem meißelförmigen Schnabel ohne Wachshaut. Zunge dünn, weit vorstreckbar. Flügeldeckfedern kurz. Mit stark bekrallten Kletterfüßen, Mittelzehen an der Basis verbunden.

Die Spechte sind kräftig gebaute, mit Kletterfüßen (Fig. 949 *b*) ausgestattete Vögel, die früher mit den Papageien und kuckuckartigen Vögeln in einer Gruppe *Scansores* vereint waren. Doch unterscheiden sie sich vielfach von letzteren. Im Gefieder ist meist ein Stemmschwanz infolge großer Steifheit der mittleren Steuerfedern ausgebildet. Der Lauf ist vorn quergeschildert. Die lange und platte hornige Zunge trägt an ihrem Ende kurze Widerhaken und kann infolge eines eigentümlichen Mechanismus des Zungenbeines weit vorgeschnellt werden. Die Zungenbeinhörner reichen, in weitem Bogen gekrümmt, über den Schädel bis zur Schnabelbasis. Die Spechte klettern sehr geschickt mit Hilfe des Stemmschwanzes an Bäumen aufwärts und nähren sich von Insekten, die sie durch kräftiges Hämmern aus der Rinde oder dem Holze von Bäumen heraushacken. Sie legen ihre Eier in ausgemeißelte Baumhöhlen und sind Nesthocker.

Fam. *Picidae.* Mit den Charakteren der Ordnung. *Gecinus viridis* L., Grünspecht. Europa, Kleinasien. *G. canus* Gm., Grauspecht. Europa, Asien. *Dendrocopus major* L. *D. minor* L. *D. medius* L., Buntspechte. Europa, Asien. *Dendropicus guineensis* Scop. (*cardinalis* Gm.). Afrika. *Campophilus principalis* L. Südl. Nordamerika. *Picus martius* L., Schwarzspecht. Europa, Asien. *Picumnus cirrhatus* Temm. Zwergspecht. Ostbrasilien. *Jynx torquilla* L., Wendehals. Europa, Asien, Nordafrika.

23. Ordnung. **Cypselomorphae.**

Carinate Vögel mit breitem und kurzem oder dünnem, röhrenförmig verlängertem Schnabel ohne Wachshaut. Vorderarm und Hand viel länger als der Oberarm. Lauf oben befiedert oder unvollkommen oder nicht beschildert. Füße schwach, kaum zum Gehen tauglich, entweder Klammer- oder Wandelfüße.

Die in dieser Gruppe vereinigten Formen zeichnen sich dadurch aus, daß die Hand länger als der Unterarm, dieser länger als der Oberarm ist. Zeigefinger und Daumen tragen bei *Caprimulgus* einen Nagel. Der Schnabel ist kurz und breit, aber tief gespalten (Fig. 952 *q*) oder, wie bei den *Trochiliden,* lang und zugespitzt. Am Unterkiefer ist jeder Ast in zwei hintereinander liegende, gelenkig verbundene Stücke geteilt. Der Lauf ist nackt oder unvollkommen beschildert oder großenteils befiedert. Die Füße sind Wandel- oder Klammerfüße (Fig. 949 *a*), zuweilen mit Wendezehe. Alle Cypselomorphen fliegen rasch und ernähren sich von Insekten, die sie zum Teile im Fluge erhaschen. Sind Nesthocker.

Fam. *Caprimulgidae,* Nachtschwalben. Mit breitem, flachem Kopf und kurzem, ungemein flachem, dreieckigem Schnabel, mit weichem, eulenartigem Gefieder. Die Beine sehr schwach und kurz, am Fuße richtet sich die Hinterzehe halb nach innen, kann aber auch nach vorne gewendet werden. Die Mittelzehe ist lang und trägt meist eine kammförmig gezähnelte Kralle. Leben vorzugsweise im Walde und nähren sich insbesondere von Nachtschmetterlingen, die sie während des raschen, leisen Fluges mit offenem Rachen erbeuten. Sie legen in der Regel zwei Eier auf dem flachen Erdboden. *Chordeiles virginianus* Gm. Nordamerika. *Caprimulgus europaeus* L., gemeine Nachtschwalbe, Ziegenmelker. Europa, Asien, Nordafrika. Hier schließt sich an *Steatornis caripensis* Humboldt, Fettvogel. Lebt von Früchten. Südamerika.

Fam. *Cypselidae,* Segler. Schwalbenähnliche Vögel mit kurzem, breitem, nach der Spitze komprimiertem Schnabel, mit schmalen, säbelförmig gebogenen Flügeln, kurzen, zuweilen befiederten Läufen und stark bekrallten Klammerfüßen, zuweilen mit nach innen gerichteter Hinterzehe, auch Wendezehe. *Cypselus (Micropus) melba* L., Alpensegler. Europa, Nordafrika, Westasien. *C. apus* L., Mauersegler. Europa, Afrika, Asien (Fig. 952 *q*). *Collocalia esculenta* L., Salangane. Verfertigt aus ihrem zähen Speichel die eßbaren Vogelnester. Molukken, Salomons-Ins., Nordaustralien.

Fam. *Trochilidae,* Kolibris. Die kleinsten aller Vögel, mit buntem, metallglänzendem, oft schillerndem Gefieder und zierlichen Wandel- oder Spaltfüßen. Der lange pfriemenförmige Schnabel stellt durch die überragenden Ränder des Oberschnabels eine Röhre dar, aus welcher die bis zur Wurzel gespaltene lange Zunge vorgeschnellt werden kann. Der Flug ist schwirrend. *Phaëtornis superciliosus* L. Nordbrasilien, Guiana. *Trochilus colubris* L. Nord- und Zentralamerika. *Lophornis magnificus* Vieill. Brasilien.

24. Ordnung. **Passeres.**

Carinate Vögel mit sehr verschieden gestaltetem Schnabel ohne Wachshaut. Flügeldeckfedern kurz. Lauf vorn mit größeren (meist 7) Tafeln, die zuweilen mit den seitlichen zu einem Stiefel verwachsen. Mit grazilen Wandelfüßen, deren nach hinten gerichtete Innenzehe stärker und länger als die zweite Zehe ist. Mit Singmuskelapparat.

Die Passeres bilden eine natürliche, sehr umfangreiche Ordnung. Die Konturfedern besitzen einen kleinen dunigen Afterschaft. Die Zahl der Handschwingen ist stets 10 oder 9, die Flügeldeckfedern sind kurz. Die Beine enden mit grazilen Wandelfüßen (Fig. 949 *d*). Alle dieser Ordnung zugehörigen Formen haben eine besondere knöcherne Röhre (Siphonium), welche Luft aus der Paukenhöhle in die Lufträume des Unterkiefers führt. Der Schnabel ist sehr verschieden gestaltet. Ein Stimmapparat ist immer ausgebildet; an dessen Aufbau beteiligt sich entweder nur das untere Ende der Trachea oder auch die Anfänge der Bronchen. Seine Muskeln sind in 1—3 Paaren rechts und links oder in 2—5 Paaren an der Vorder- und Hinterfläche angeordnet. Viele Passeres verfertigen sehr kunstvolle Nester. Sie sind Nesthocker. Als Nahrung dienen meist Insekten, vielen aber Samen und Früchte.

1. Unterordnung. *Clamatores,* Schreivögel. Die erste Handschwinge in der Regel lang. Lauf vorn stets mit Tafeln, seitlich zuweilen mit langen Stiefelschienen oder Körnern. Syrinx entweder nur aus der Trachea her-

vorgegangen oder unter Beteiligung der Bronchen, mit 1—3 Paaren seitlich angeordneter Muskeln.

Fam. *Formicariidae.* Schnabel kürzer oder kaum länger als der Kopf, gerade oder schwach gekrümmt. Flügel kurz, gerundet. Rückenfedern eigentümlich wollig. *Formicarius colma* Gm. Brasilien. *Thamnophilus major* Vieill. Südamerika.

Fam. *Dendrocolaptidae.* Schnabelspitze stets komprimiert. *Dendrocolaptes certhia* Bodd. Brasilien, Guiana. *Furnarius rufus* Gm., Töpfervogel. Südamerika.

Fam. *Pittidae.* Mit kräftigem, dickem und geradem Schnabel. Schwanz abgestutzt. Lauf hoch. Gefieder sehr schön gefärbt. *Pitta brachyura* L. Ostindien, Ceylon.

Fam. *Cotingidae.* Mit weichem, prachtvoll gefärbtem Gefieder, Schnabel ziemlich groß, Spitze hakig, gekerbt. Flügel lang, spitz. *Rupicola crocea* Vieill. *Cotinga cayana* L. Hier schließt sich an *Pipra aureola* L. Guiana, Amazonas.

Fam. *Tyrannidae.* Schnabel rund, Oberschnabel mit hakiger Spitze und seichter Einkerbung. Beine stark. *Tyrannus carolinensis* Gm. Nordamerika.

Fam. *Menuridae.* Schwanz verlängert, beim Männchen mit aufrechten Federn. *Menura superba* Davies, Leierschwanz. Australien.

2. Unterordnung. *Oscines,* Singvögel. Die erste Handschwinge kurz oder rudimentär oder fehlend. Lauf gestiefelt oder an den Seiten mit ungeteilter Schiene. Syrinx von Trachea und Bronchen gebildet, meist mit 5 Paar an der Vorder- und Hinterseite angeordneter Muskeln.

Fam. *Hirundinidae,* Schwalben. Kleine, zierlich gestaltete Singvögel. Schnabel kurz, an der Spitze zusammengedrückt, mit sehr weiter Spalte. Flügel verlängert mit nur 9 Handschwingen. Schwanz gegabelt, Läufe kurz. Fertigen als Kleiber ein kunstvolles Nest. *Hirundo rustica* L., Rauchschwalbe. *Chelidon urbica* L., Hausschwalbe. Europa, Afrika, Asien. *Clivicola riparia* L., Uferschwalbe. Europa, Asien, Afrika, Amerika. *C. rupestris* Scop. Felsenschwalbe. Südeuropa, Nordafrika, Asien.

Fam. *Muscicapidae,* Fliegenschnäpper. Schnabel kurz, an der Basis breit und niedergedrückt, vorne etwas komprimiert, mit hakiger eingekerbter Spitze. *Butalis grisola* L., *Muscicapa atricapilla* L. *M. collaris* Bchst. Europa, Westasien, Nordafrika. *Terpsiphone paradisi* L. Ostindien, Ceylon. Hier schließt sich an *Ampelis (Bombycilla) garrulus* L., Seidenschwanz. Im hohen Norden von Europa, Amerika.

Fam. *Sylviidae,* Sänger. Kleine Singvögel mit pfriemenförmigem Schnabel. Lauf vorn getäfelt. Gefieder seidenartig weich. *Acrocephalus (Calamoherpe) arundinaceus* L. (*turdoides* Mey.), Rohrsänger. Europa, Afrika. *Locustella luscinioides* Savi. Südeuropa, Nordafrika. *Hypolais hypolais* L. (*icterina* Vieill.), Gartensänger, Bastardnachtigall, Spotter. Europa, Afrika. *Sylvia nisoria* Bchst., Sperbergrasmücke. *S. sylvia* L., Dorngrasmücke. *S. hortensis* Gm., Gartengrasmücke. *S. atricapilla* L., Mönchsgrasmücke, Schwarzplättchen. *Phylloscopus (Phyllopneuste) sibilatrix* Bchst., Weidenzeisig. *Regulus regulus* L., *R. ignicapillus* Brehm, Goldhähnchen. Europa, Westasien, Nordafrika. *Accentor modularis* L., Graukehlchen. *A. collaris* Scop. (*alpinus* Gm.), Alpenflüevogel. Europa, Kleinasien. Hier schließt sich an *Liothrix lutea* Scop., Sonnenvogel, chinesische Nachtigall. Südchina, Süd-Himalaja. *Cisticola cisticola* Temm. (*schoenicola* Bp.), südeuropäischer Schneidervogel. Näht Schilfblätter zum Nestbau zusammen. Südeuropa, Nordafrika, Asien. *Pycnonotus xanthopygus* H. E., Bülbül. Arabien, Syrien, Nordafrika, Cypern.

Fam. *Turdidae,* Drosseln. Größere Singvögel von kräftigem Körperbau, mit mäßig langem, etwas komprimiertem, vor der Spitze leicht gekerbtem Schnabel (Fig. 952 *d*). Die Beine sind hochläufig und in der Regel gestiefelt. *Aedon luscinia* L., Nachtigall. Europa, Nordafrika. *A. major* Gm. (*philomela* Bchst.), Sprosser. Europa, Westasien, Nordafrika. *Erithacus rubecula* L., Rotkehlchen. Europa, Kleinasien, Nordafrika. *Cyanecula caerulecula* Pall. (*suecica* L.), Blaukehlchen. Europa, Asien, Nord-

afrika. *Ruticilla tithys* Scop., Hausrotschwänzchen. *Pratincola rubetra* L., Braunkehlchen. Europa, Südwestasien, Nördl. Afrika. *Saxicola oenanthe* L., Steinschmätzer. Europa, Asien, Nordafrika, Nordamerika. *Monticola saxatilis* L., Steinrötel. *M. cyanus* L., Blaudrossel, einsamer Spatz. Südl. Europa, Asien, Nordafrika. *Merula merula* L., Schwarzamsel. Europa, Südwestasien, Nordafrika. *M. torquata* L., Ringeldrossel. Europa, Nordafrika. *Turdus iliacus* L., Weindrossel. *T. musicus* L., Singdrossel. Europa, Asien, Nordafrika. *T. pilaris* L., Krammetsvogel. *T. viscivorus* L., Misteldrossel. Europa, Westasien. *T. migratorius* L., Wanderdrossel. Nordamerika. Hier schließen sich an: *Mimus polyglottus* L., Spottdrossel. Nord- und Mittelamerika. *Cinclus cinclus* L. (*aquaticus* Bchst.), Wasseramsel. Europa, Asien. *Anorthura troglodytes* L. (*Troglodytes parvulus* Koch), Zaunkönig. Europa, Nordafrika, Westasien.

Fam. *Motacillidae,* Bachstelzen. Körper schlank. Schnabel ziemlich lang, an der Spitze eingeschnitten. Schwanz lang, ausgerandet. Laufen sehr gewandt. *Motacilla alba* L., Bachstelze. Europa, Asien, Nordafrika. *Anthus pratensis* L., Wiesenpieper. Europa, Westasien, Nordafrika.

Fam. *Alaudidae,* Lerchen. Von erdfarbenem Gefieder, mit mittellangem Schnabel, langen breiten Flügeln, langem Schulterfittich und kurzem Schwanz. Die Hinterzehe mit spornartigem Nagel. *Otocorys alpestris* L., Alpenlerche. Nördl. Europa, Asien, Amerika. *Melanocorypha calandra* L., Kalanderlerche. Südl. Europa, Westasien, Nordafrika. *Alauda arvensis* L., Feldlerche. *Galerita cristata* L., Haubenlerche. Europa, Asien, Nordafrika. *Lullula arborea* L., Heidelerche, Baumlerche. Europa, Westasien, Nordafrika.

Fam. *Paridae,* Meisen. Kleine, schön gefärbte und überaus bewegliche Sänger von gedrungenem Körperbau, mit spitzem, kurzem, fast kegelförmigem Schnabel. *Parus major* L., Kohlmeise. Europa, Westasien, Nordafrika. *P. ater* L., Tannenmeise. *P. palustris* L., Sumpfmeise. Europa, Asien. *P. caeruleus* L., Blaumeise. Europa, Kleinasien, Nordafrika. *Lophophanes cristatus* L., Haubenmeise. Europa. *Acredula caudata* L., Schwanzmeise. Nord- und Mitteleuropa, Nördl. Asien. *Aegithalus pendulinus* L., Beutelmeise. Südeuropa, Asien. *Panurus biarmicus* L., Bartmeise. Mittel- und Südeuropa, Westl. Zentralasien.

Fam. *Laniidae,* Würger. Große kräftige Singvögel mit hakig gebogenem, stark gezähntem Schnabel, starken Bartborsten und mäßig hohen, scharf bekrallten Füßen. Machen auf Insekten sowie kleine Vögel und Säugetiere Jagd und spießen ihre Beute gern auf Dornen auf. *Lanius minor* Gm., schwarzstirniger Würger. Europa, Südwestasien, Afrika. *L. excubitor* L., großer Würger. Europa, Nördl. Asien. *L. senator* L. (*rufus* Briss.), rotköpfiger Neuntöter. *L. collurio* L., Dorndreher. Europa, Westasien, Afrika.

Fam. *Corvidae,* Raben. Große Singvögel, Schnabel stark und dick, vorn etwas gekrümmt und leicht ausgebuchtet, am Grunde die Nasenlöcher deckende Borstenfedern. Füße groß und stark. Leben gesellig. Einzelne stellen Vögeln und kleinen Säugetieren nach. *Corvus corax* L., Kolkrabe. Europa, Nordasien, Nordamerika. *C. cornix* L., Nebelkrähe. Europa, Westasien. *C. corone* L., Rabenkrähe, Krähe. Europa, Nordasien. *Colaeus monedula* L., Dohle. Europa, Nordafrika, Westasien. *Trypanocorax frugilegus* L., Saatkrähe. Europa, Asien. *Pyrrhocorax pyrrhocorax* L. Alpendohle. Alpen, Gebirge Südeuropas. *Nucifraga caryocatactes* L., Tannenheher. Nordeuropa, Nordasien. *Pica pica* L., Elster. Europa, Asien, Nordwestl. Amerika. *Garrulus glandarius* L., Eichelheher. Europa.

Fam. *Paradiseidae,* Paradiesvögel. Prächtig gefärbte Vögel mit mittellangem, sanft gebogenem, komprimiertem Schnabel. Füße sehr stark und großzehig. Die beiden mittleren Steuerfedern oft fadenförmig verlängert und nur an der Spitze mit kleiner Fahne. Männchen mit Büscheln zerschlissener Federn an den Seiten des Körpers und

auch an Hals und Brust. *Paradisea apoda* L., *Cicinnurus regius* L. Neuguinea. Aru-Inseln (Fig. 967). *Parotia sefilata* Penn. (*sexpennis* Bodd.). Neuguinea.

Fam. *Oriolidae.* Mit ziemlich kegelförmigem, abgerundetem Schnabel. Lauf kurz. *Oriolus oriolus* L. (*galbula* L.), Pirol, Goldamsel, Pfingstvogel. Europa, Südwestasien, Afrika.

Fam. *Sturnidae,* Staare. Singvögel mit geradem oder wenig gebogenem, starkem Schnabel mit zuweilen gekerbter Spitze. Flügel lang und spitz. Lauf lang, kräftig. Hinterzehe lang und stark. *Sturnus vulgaris* L., gemeiner Staar. Europa, Südwestasien, Nordafrika. *Pastor roseus* L., Rosenstaar. Süd- und Mitteleuropa, Asien. *Gracula religiosa* L. Südindien, Ceylon. *Buphaga africana* L., Madenhacker. Afrika.

Fam. *Icteridae,* Trupiale. Schnabel so lang oder länger als der Kopf, meist gerade, schlank kegelförmig, spitz, ohne Ausschnitt, Dillenkante länger als die halbe Firste. Schwanz lang, gerundet. Füße kräftig, Hinterzehe lang. *Icterus jamacaii* Gm. Trupial. Brasilien. *Quiscalus versicolor* Vieill. Östl. Nordamerika.



Fig. 967. *Cincinnurus regius*, Weibchen und Männchen. ca. $^1/_3$

Fam. *Ploceidae,* Webervögel. Mit kräftigem, kegelförmigem Schnabel. Schnabelfirste zwischen die Stirnfedern einspringend. Bauen beutelförmige Nester. *Ploceus philippinus* L. (*baya* Blyth). Ostindien, Ceylon. *Textor albirostris* Vieill. *Vidua principalis* L. *Philaeterus socius* Lath. *Amadina fasciata* Gm. *Estrilda (Habropyga) astrild* L. Afrika. *Taeniopygia castanotis* J. Gd. Australien.

Fam. *Fringillidae,* Finken. Mit kurzem, dickem Kegelschnabel (Fig. 952 *c*) ohne Kerbe, aber mit basalem Wulst, Schnabelfirste nicht zwischen die Stirnfedern einspringend. Im Flügel bloß 9 Handschwingen. *Fringilla coelebs* L., Buchfink. Europa, Südwestasien. *F. montifringilla* L., Bergfink. Europa, Asien. *Cannabina cannabina* L., Hänfling. Europa, Westasien, Nordafrika. *Acanthis linaria* L., Leinfink. Nordeuropa, -Asien, -Amerika. *Carduelis carduelis* L., Distelfink, Stieglitz. Europa, Nordafrika, Südwestasien. *Chrysomitris spinus* L., Zeisig. *Passer montanus* L., Feldsperling. *P. domesticus* L., Haussperling, Spatz. Europa, Asien, Nordafrika. *Serinus serinus* L., Girlitz. Europa, Kleinasien, Nordafrika. *S. canaria* L., Kanarienvogel. Kanarische Inseln. *Loxia curvirostra* L., Fichtenkreuzschnabel. Europa, Nordasien, Nordamerika. *Pyrrhula pyrrhula* L., Gimpel, Dompfaff. Europa, Nordasien. *Chloris chloris* L., Grünling. Europa, Südwestasien, Nordafrika. *Coccothraustes coccothraustes* L., Kernbeißer. Europa, Asien, Nordafrika. *Cardinalis cardinalis* L. (*virginianus* Bp.), Kardinal. Südl. Nordamerika. *Emberiza schoeniclus* L., Rohrammer, Rohrspatz. Europa, Asien. *E. citrinella* L., Goldammer. Europa, Westsibirien. *E. hortulana* L., Ortolan. Europa, Westasien, Nordafrika. *E. cia* L., Zippammer.

Südeuropa, Kleinasien bis Afghanistan. *Plectrophenax nivalis* L., Schneeammer. Nordeuropa, Nordasien, Nordamerika. Hier schließt sich an *Tanagra episcopus* L. Guiana.

Fam. *Certhiidae,* Klettermeisen. Mit schlankem, glattrandigem Schnabel. Schwanz mittellang, oft mit steifen Schaftspitzen der Steuerfedern. Füße mit großen, stark gekrümmten Krallen. *Sitta europaea* L., Kleiber. Nordeuropa, Nordasien. *Certhia familiaris* L., Baumläufer. Europa, Nordafrika, Asien, Nordamerika. *Tichodroma muraria* L., Mauerläufer. Hochgebirge Europas, Nordafrikas, Asiens.

Fam. *Nectariniidae,* Sonnenvögel. Kleine gedrungene Vögel mit metallisch glänzendem Gefieder, mit langem, dünnem, gebogenem, spitzem Schnabel. Zunge vorstreckbar, röhrenförmig, tief gespalten. *Nectarinia famosa* L. *Cinnyris splendida* Shaw. Südafrika.

Fam. *Meliphagidae,* Honigsauger. Mit dünnem, gekrümmtem Schnabel. Schwanz lang und breit. Die Zunge vorstreckbar, mit pinselförmiger Spitze. *Meliphaga phrygia* Lath. Australien.

VI. Klasse. **Mammalia, Säugetiere.**[1])

Homoeotherme behaarte Vertebraten mit meist vier als Füße entwickelten Extremitäten, mit vollständig in zwei Vorkammern und zwei Kammern geteiltem Herzen, in der Regel lebendige Junge gebärend, die sie mittels des Sekretes von Milchdrüsen aufsäugen. Embryonen mit Amnion und Allantois.

Die Säugetiere sind durch die Gestaltung beider Extremitätenpaare als Füße vornehmlich zum Landaufenthalte befähigt. Indessen treffen wir auch hier Formen an, welche in verschiedenem Grade dem Wasserleben angepaßt sind, ja sogar ausschließlich das Wasser bewohnen oder mit einer Flughaut *(Patagium)* ausgestattet als Flattertiere in der Luft sich bewegen und hier ihre Nahrung finden. Außer dem Kopf unterscheidet man am Körper eine Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanzregion. Nur beim Ausfalle der hinteren Extremitäten *(Cetacea, Sirenia)* fehlt eine Sacralregion, bei den Cetaceen ist überdies die Halsregion äußerlich nicht unterscheidbar.

---

[1]) Joh. Ch. D. v. Schreber, Die Säugetiere etc.; fortges. v. A. Goldfuss u. J. A. Wagner. VII Bde. u. V Suppl. Erlangen u. Leipzig 1775—1855. E. Geoffroy St. Hilaire et Fréd. Cuvier, Histoire naturelle des Mammifères. Paris 1819—1835. Ch. Pander u. E. d'Alton, Die vergleichende Osteologie. Bonn 1821—1828. C. J. Temminck, Monographie de Mammologie. Paris u. Leiden 1825—1839. H. D. de Blainville, Ostéographie. Paris 1839—1854. R. Owen, Odontography. 2 Vols. London 1840—1845. C. G. Giebel, Die Säugethiere in zoolog., anatom. und paläont. Beziehung. Leipzig 1859. Odontographie. Leipzig 1855. C. G. Giebel, W. Leche u. E. Göppert, Mammalia. Bronn's Klassen u. Ordnung. d. Thierr. 1874—1914. H. F. Osborn, Evolution of Mammalian Molar Teeth to and from the triangular type, edited by W. K. Gregory. New York 1907. W. H. Flower and R. Lydekker, An Introduction to the study of Mammals living and extinct. London 1891. W. Kükenthal, Ueber den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne. Jena'sche Zeitschr. f. Naturw. XXVI. 1892. H. de Meijere, Über die Haare der Säugethiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb. XXI. 1894. W. Leche, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere.

Dasselbe, was die Befiederung für die Vögel, ist das Haarkleid für die Säugetiere (von Ray und Oken „*Haartiere*“ genannt). Obwohl die kolossalen Wasserbewohner und die größten Landtiere der Tropen nackt zu sein scheinen, so fehlen doch auch hier die Haare nicht an allen Stellen, indem z. B. die Cetaceen wenigstens in einigen Fällen an den Lippen kurze Borsten tragen. Auch das Haar (Fig. 968) ist eine Epidermoidalbildung und erhebt sich mit zwiebelartig verdickter Wurzel (Haarzwiebel) auf einer gefäßreichen Papille (Pulpa) im Grunde eines Follikels der Haut, des Haarbalges, während sein oberer Teil, der Schaft, frei aus der Oberfläche der Haut hervorragt. Nach der Stärke und Festigkeit des Haarschaftes unterscheidet man zunächst Licht-, Stichel- oder Grannenhaare und Wollhaare. Die ersteren sind grob und steif, die letzteren meist kürzer, zart, gekräuselt und umstellen in größerer oder geringerer Zahl je ein Stichelhaar. Je feiner und wärmeschützender der Pelz, um so bedeutender wiegen die Wollhaare vor (Winterpelz). Die Stichelhaare werden durch bedeutendere Stärke zu Borsten, welche wiederum durch fortgesetzte Dickenzunahme in Stacheln übergehen (Igel, Stachelschwein). Weit verbreitet findet sich noch eine spärlich auftretende dritte Haarform, die Leithaare, welche sich durch größere Länge, Stärke und Steifheit gegenüber den Stichelhaaren auszeichnen. An den Follikeln der stärkeren Haare heften sich glatte Muskeln *(Arrectores pilorum)* der Unterhaut an, durch welche jene einzeln bewegt werden, während die quergestreifte Hautmuskulatur ein Sträuben des Haarkleides und Emporrichten der Stacheln über größere Hautflächen veranlaßt. Die Haare stehen in regelmäßiger Anordnung, gewöhnlich in Gruppen. Auch kann die Epidermis kleinere Hornschuppen oder große, dachziegel-

---

Bibl. Zool. 1895—1907. R. Bonnet, Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebn. Anat. u. Entw. VII. 1897. W. Ellenberger u. H. Baum, Handbuch der vergleich. Anatomie der Hausthiere. 12. Aufl. Berlin 1908. E. L. Trouessart, Catalogus Mammalium. 2 Bde. Berolini 1897—1899 u. Suppl. 1904—1905. R. Lydekker, Die geographische Verbreitung und geologische Entwicklung der Säugethiere. Deutsch übers. v. G. Siebert. Jena. 2. Aufl. 1901. M. Weber, Die Säugethiere. Jena 1904. E. van Beneden et Ch. Julin, Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. Arch. Biol. V. 1884. A. A. W. Hubrecht, Studies on Mammalian Embryology. Quart. Journ. micr. sc. XXX bis XXXV. 1890—1894. M. Fürbringer, Zur Frage der Abstammung der Säugethiere. Festschr. f. Haeckel. Jena 1904. Brehm's Thierleben. Säugetiere. 4. Aufl. 1912—1915. D. G. Elliot, Check-List of Mammals of the North American Continent. Chicago 1905. C. Toldt jun., Über eine beachtenswerte Haarsorte und über das Haarformensystem der Säugetiere. Ann. naturhist. Hofmus. Wien. XXIV. 1910. W. G. Gregory, The orders of Mammals. Bull. Mus. Nat. Hist. Newyork XXVII. 1910. E. van Beneden, Recherches sur l'embryologie des Mammifères. Arch. Biol. XXVI. XXVII. 1911—1912. C. Rabl, Édouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme. Arch. mikr. Anat. LXXXVIII. 1915. Vgl. ferner die Arbeiten von Hyrtl, Gervais, Gaudry, Cope, Marsh, W. Kowalevsky, Rütimeyer, Schlosser, Ameghino, Turner, Boas, Hochstetter, Roese, Oudemans, Maurer, Bresslau u. a.

artig übereinandergreifende Schuppen bilden, erstere am Schwanze von Nagetieren und Beutlern, letztere auf der gesamten Rücken- und Seitenfläche der Schuppentiere, welche durch diese Art der Epidermoidalbekleidung einen hornigen Hautpanzer erhalten. Zu den Epidermoidalbildungen gehören ferner die Hornscheiden der Boviden (Cavicornier), die Hörner der Rhinocerotiden sowie die mannigfachen Hornbekleidungen der Zehenspitzen, welche als Plattennägel *(Unguis lamnaris)*, Kuppennägel *(U. tegularis)*, Krallen *(Falcula, Unguicula)* und Hufe *(Ungula)* unterschieden werden.

Eine andere Form des Hautpanzers entsteht durch Ossifikation der Cutis bei den Gürteltieren, deren Hautknochen aneinandergrenzende Platten sowie in der Mitte des Leibes breite, verschiebbare Knochengürtel darstellen. Zu den Hautverknöcherungen gehören ferner die periodisch sich erneuernden Geweihe der Hirsche.

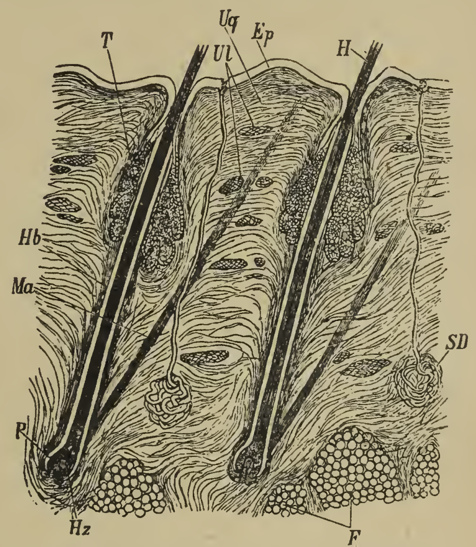


Fig. 968. Schnitt durch die Kopfhaut des Menschen.

Ep Epidermis, *Uq* Querzüge, *Ul* Längszüge des Cutisbindegewebes, *H* Haar, *Hz* Haarzwiebel, *P* Papille des Haares, *Hb* Haarbalg, *Ma* Musculus arrector pili, *T* Talgdrüsen, *SD* Schweißdrüsen, *F* Fettkörper.

Als Hautdrüsen haben die acinösen *Talgdrüsen* und die tubulösen, sog. *Schweißdrüsen* eine große Verbreitung (Fig. 968). Jene sind ständige Begleiter der Haarbälge, finden sich aber auch an nackten Hautstellen und sondern eine fettige Schmiere ab, welche die Hautoberfläche weich erhält. Die tubulösen, meist als Schweißdrüsen fungierenden Drüsen zeigen die Form eines knäuelartig verschlungenen Drüsenkanals mit spiralgewundenem Ausführungsgang und werden nur selten vermißt (*Cetaceen, Sirenia, Manis* u. a.). Bei zahlreichen Säugetieren kommen noch an verschiedenen Hautstellen größere Drüsen mit stark riechenden Sekreten vor, welche meist auf modifizierte Talgdrüsen, seltener auf Schweißdrüsen zurückzuführen sind. Dazu gehören z. B. die Occipitaldrüsen der Kamele, die in Vertiefungen der Tränenbeine liegenden Schmierdrüsen von *Cervus, Antilope, Ovis,* die hinter dem Gehörne gelegene sog. Brunstfeige der Gemse, die Schläfendrüse der Elefanten, die Gesichtsdrüsen der Fledermäuse, die Klauendrüsen der Wiederkäuer, die Seitendrüsen der Spitzmäuse, die Sacraldrüse von *Tayassus (Dicotyles),* die sich dorsal hinter der Schwanzwurzel findende sog. Violdrüse des Fuchses, die Drüsen am Schwanze des Desman, die Cruraldrüsen der männlichen Monotremen etc. Am häufigsten finden sich

dergleichen Absonderungsorgane in der Nähe des Afters oder in der Inguinalgegend und liegen dann oft in besonderen Hautaussackungen, wie z. B. die Analdrüsen zahlreicher Raubtiere, Nager und Edentaten, die Zibetdrüsen der Viverren, der Moschusbeutel von *Moschus moschiferus,* die Bibergeilsäcke an der Vorhaut des männlichen Bibers.

Zu den Hautdrüsen gehören auch die *Milchdrüsen,* die stets an der Ventralseite des Körpers in der Inguinalgegend, am Bauch und an der Brust zur Entwicklung kommen. Bei den *Monotremen* münden die Drüsenschläuche des hier als Mammardrüse unterschiedenen Organs in einem eingesenkten Drüsenfelde, während sonst papillenförmige Erhöhungen, Zitzen, die Ausmündungsöffnungen der Milchdrüsen tragen.

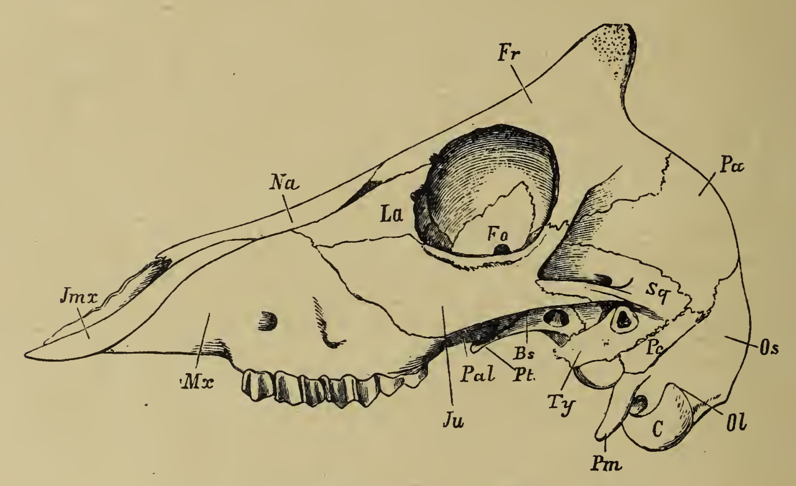


Fig. 969. Schädel einer Ziege in seitlicher Ansicht.

Ol Occipitale laterale, *C* Condylus, *Pm* Processus paramastoideus, *Os* Supraoccipitale, *Sq* Squamosum, *Ty* Tympanicum, *Pe* Petrosum, *Pa* Parietale, *Fr* Frontale, *La* Lacrimale, *Na* Nasale, *Fo* Foramen opticum, *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *Ju* Jugale, *Pal* Palatinum, *Pt* Pterygoideum, *Bs* Basisphenoideum.

Das Skelet wird durch schwere, markhaltige Knochen gebildet und nur in einzelnen Schädel- und Gesichtsknochen kommen pneumatische Höhlen vor. Der Schädel (Fig. 969) erscheint als geräumige Kapsel, deren Knochenstücke nur ausnahmsweise frühzeitig (Schnabeltier) verschmelzen, in der Regel zeitlebens größtenteils durch Nähte gesondert bleiben. Doch gibt es viele Fälle, in denen am ausgewachsenen Tiere die Nähte teilweise oder sämtlich verschwunden sind (Affen, Wiesel). Die umfangreiche Ausdehnung der Schädelkapsel wird nicht nur durch bedeutende Größe des Schädeldaches, sondern auch dadurch erreicht, daß die seitlichen Schädelknochen an Stelle des Interorbitalseptums sich bis in die Ethmoidalgegend nach vorne hin erstrecken. So kommt es, daß das *Ethmoideum (Lamina cribrosa)* an der Begrenzung der vorderen und unteren Partie der Schädelhöhle teilnimmt (Fig. 970). Auch die Temporalknochen nehmen an derselben Anteil, indem nicht nur das *Petrosum* mit dem *Mastoideum,* sondern

zuweilen auch das *Squamosum* die zwischen *Alisphenoid* und den Seitenteilen des Hinterhauptes bleibende Lücke ausfüllen. In der Hinterhauptgegend sind *Supraoccipitale, Basioccipitale* und *Occipitalia lateralia* fast stets zu einem *Os occipitale* verwachsen, das auf dem ersten Halswirbel mit zwei Gelenkhöckern artikuliert. Häufig besitzt dasselbe jederseits einen den Seitenteilen *(Occipitalia lateralia)* zugehörigen Fortsatz *(Processus paramastoideus).* In der Gegend des Gehörorganes erscheinen die Otica *(Pro-, Opistho-, Epioticum)* zum *Petrosum* vereinigt und dieses häufig mit dem *Mastoideum* zu einem *Perioticum* verwachsen; an dasselbe fügt sich das *Squamosum* als größere Knochenschuppe und von außen das häufig und ursprünglich stets ringförmige Paukenbein *(Tympanicum)* an, welches den äußeren Gehörgang umschließt und sich häufig zu einer an der Unter-

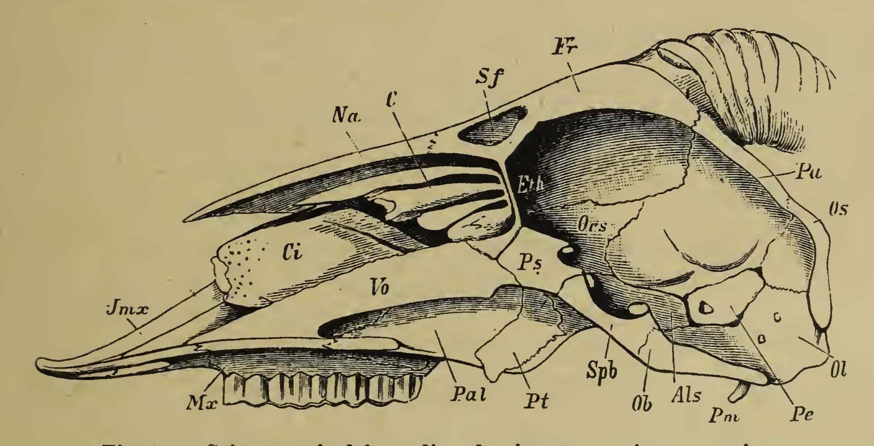


Fig. 970. Schöpsenschädel, median durchsägt, von innen gesehen.

Ob Basioccipitale, *Ol* Occipitale laterale, *Os* Supraoccipitale, *Pe* Petrosum, *Spb* Basisphenoideum, *Ps* Praesphenoideum, *Als* Alisphenoideum, *Ors* Orbitosphenoideum, *Pa* Parietale, *Fr* Frontale, *Sf* Sinus frontalis, *Eth* Ethmoideum, *Na* Nasale, *C* Ethmoturbinalia, *Ci* Maxilloturbinale (Os turbinatum), *Pt* Pterygoideum, *Pal* Palatinum, *Vo* Vomer, *Mx* Maxillare, *Jmx* Intermaxillare, *Pm* Processus paramastoideus.

seite des Schädels vorspringenden Kapsel *(Bulla)* erweitert. An der Basis des Schädels (Fig. 970) erhalten sich häufig vorderer und hinterer Keilbeinkörper *(Praesphenoideum, Basisphenoideum)* lange Zeit gesondert; letzterer trägt die hinteren Keilbeinflügel *(Alisphenoidea)*, ersterer die vorderen Keilbeinflügel *(Orbitosphenoidea).* Dorsal schließen sich die beiden häufig miteinander verwachsenen *Parietalia* an, hinter welchen zuweilen ein akzessorisches Scheitelbein *(Os interparietale)* zur Entwicklung kommt; dieses verschmilzt jedoch in der Regel mit dem *Occipitale superius,* seltener mit den Scheitelbeinen. Minder häufig als die beiden Scheitelbeine verwachsen die Stirnbeine *(Frontalia).* Postfrontalia fehlen. Zum vorderen Verschluß der Schädelhöhle wird die durchlöcherte Platte *(Lamina cribrosa)* des Siebbeines *(Ethmoideum)* verwendet, welches bei Affen wie beim Menschen mit einem (dann als *Lamina papyracea* bezeichneten) Teile zur Bildung der inneren Augenhöhlenwand beiträgt. In allen anderen Fällen liegt das

Siebbein vor den Augenhöhlen und wird seitlich von den Maxillarknochen umlagert, erlangt dann aber auch eine bedeutende Längenausdehnung. Während die *Lamina perpendicularis* des Siebbeines, an welche sich vorne die knorpelige Nasenscheidewand, von unten der *Vomer* anschließt, dem *Mesethmoideum* entspricht, wird man die Seitenhälften mit der Lamina cribrosa und dem Labyrinthe (Siebbeinzellen und die zwei und mehr oberen Muschelpaare, *Conchae ethmoidales* oder *Ethmoturbinalia*) auf die *Praefrontalia (Ethmoidalia lateralia)* der niederen Wirbeltiere zurückzuführen haben. Im vorderen Abschnitte der Nasenhöhle endlich treten als selbständige Ossifikationen die unteren Muscheln *(Maxilloturbinale, Os turbinatum)* auf, welche an der inneren Seite des Oberkiefers anwachsen; sie sind den einzigen Conchae der Reptilien homolog. An der äußeren Fläche der Siebbeinregion lagern sich als Belegknochen die Nasenbeine *(Nasalia)* und seitlich die Tränenbeine *(Lacrimalia)* an. Das Tränenbein (bei den Robben und Delphinen als selbständiger Knochen vermißt) dient zur vorderen Begrenzung der Augenhöhle, tritt aber zugleich gewöhnlich als Gesichtsknochen an der äußeren Fläche hervor.

Charakteristisch für die Säugetiere ist die innige Vereinigung des Schädels mit dem Oberkiefer-Gaumenapparat und die Beziehung des Kieferstiels zur Paukenhöhle. Diese hat zur Folge, daß sich der Unterkiefer direkt am Squamosum einlenkt ohne Vermittlung eines *Quadratums* (secundäres Kiefergelenk), dessen morphologisch gleichwertiges Knochenstück schon im Laufe der Embryonalentwicklung an die Außenfläche der Ohrkapsel in die spätere Paukenhöhle gerückt und zum Amboß *(Incus)* umgebildet ist, während das obere Stück des Meckelschen Knorpels (*Articulare* des Unterkiefers) zum Hammer *(Malleus)* wurde (Reichert). Dagegen soll sich der Steigbügel *(Stapes)*, mit Ausschluß der aus der Labyrinthkapsel entstehenden, die Fenestra vestibuli verschließenden Steigbügelplatte (Operculum), aus dem oberen Stück des Zungenbeinbogens *(Hyomandibulare)* entwickelt haben. *Pterygoidea*, *Palatina*, *Maxillaria* und *Intermaxillaria* bieten ähnliche Verhältnisse wie bei Schildkröten und Krokodilen. Die Pterygoidea verschmelzen in manchen Fällen mit dem Keilbein und stellen dann dessen *Processus pterygoidei* vor. Ein Quadratojugale fehlt stets und es legt sich das *Jugale* an das Squamosum an. Überall haben wir die Bildung einer die Mund- und Nasenhöhle trennenden Gaumendecke, den harten Gaumen, hinter welchem die Choanen münden. Der Unterkiefer wird vom *Dentale* gebildet; beide Unterkieferhälften verwachsen in manchen Fällen miteinander.

Die Schädelkapsel wird bei den Säugetieren durch das Gehirn so vollständig ausgefüllt, daß ihre Innenfläche einen relativ genauen Abdruck der Gehirnoberfläche darbietet. Sie ist bei dem bedeutenden Umfange des Gehirns weit geräumiger als in irgendeiner anderen Wirbeltierklasse, bietet aber in den einzelnen Gruppen mannigfache Abstufungen der Größenentwicklung, zugleich auch im Verhältnisse zur Ausbildung des Gesichtes.

Das Zungenbein ist auf eine stegartige Querbrücke (Zungenbeinkörper) zweier Bogenpaare reduziert, bei den Brüllaffen mächtig entwickelt und ausgehöhlt.

Die Wirbelsäule zeigt mit Ausnahme der Cetaceen die fünf als Hals, Brust, Lenden, Kreuzbein und Schwanz bezeichneten Regionen (Fig. 971). Bei diesen der Hintergliedmaßen entbehrenden Wasserbewohnern fällt die Unterscheidung einer Sacralregion aus und geht die Lendengegend direkt in den Schwanz über; andererseits ist hier die Halsregion auffallend verkürzt und durch die Verwachsung der vordersten oder aller Wirbel fest und unbeweglich. Die Wirbelkörper kehren einander meist ebene Flächen zu und stehen allgemein durch elastische Bandscheiben *(Ligamenta inter-*

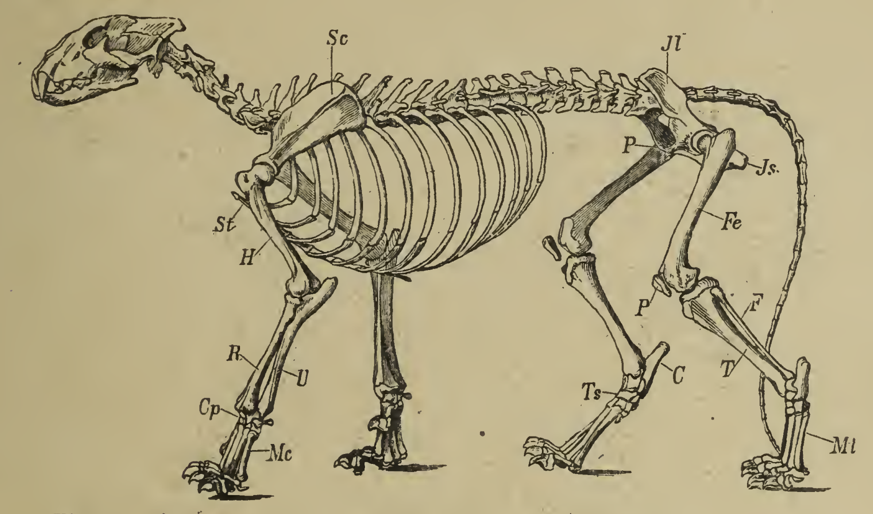


Fig. 971. Skelet des Löwen (nach Giebel, Bronns Klassen u. Ordnungen).
St Sternum, *Sc* Scapula, *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *Cp* Carpus, *Mc* Metacarpus, *Jl* Os ilium, *P* Os pubis, *Js* Os ischii, *Fe* Femur, *T* Tibia, *F* Fibula, *P* Patella, *Ts* Tarsus, *Mt* Metatarsus, *C* Calcaneus.

vertebralia) in Verbindung; nur die Halswirbel der meisten Huftiere sind opisthocoel und dadurch freier beweglich. Die Halsrippen sind mit den Wirbeln unter Bildung eines Foramen transversarium verwachsen. Der erste Halswirbel *(Atlas)* ist ein hoher Knochenring mit breiten, flügelartigen Querfortsätzen, auf deren Gelenkflächen die beiden Condyli des Hinterhauptbeines die Hebung und Senkung des Kopfes vermitteln. Die Drehung des Kopfes nach rechts und nach links geschieht dagegen durch die Bewegung des Atlas um einen medianen, dem nachfolgenden Wirbel, dem *Epistropheus,* angehörenden Fortsatz *(Dens epistrophei),* welcher morphologisch dem vom Atlas gesonderten und mit dem Körper des Epistropheus vereinigten Wirbelkörper des Atlas entspricht. Die Rückenwirbel charakterisieren sich durch hohe, kammförmige Dornfortsätze und den Besitz von großen (oberen) Rippen, von denen sich die vorderen an dem meist langgestreckten, aus zahlreichen hintereinander gereihten Knochenstücken zu-

sammengesetzten Brustbeine *(Sternum)* durch Knorpel anheften, während die hinteren als sog. falsche Rippen das Brustbein nicht erreichen. Vor dem Sternum liegt noch in manchen Fällen ein *Episternum* (*Prosternum* Gegenbaur), das bei *Monotremen* von ansehnlichem Umfange ist. Während die Zahl der Halswirbel fast konstant 7 bleibt, bei *Trichechus (Manatus),* auch bei *Choloepus* sich auf 6 vermindert, bei *Bradypus* und *Scaeopus* um 1 oder 2 vermehrt, bietet die Wirbelzahl der nachfolgenden Regionen größere Variationen. Die Zahl der Thoracolumbalwirbel ist am geringsten bei Fledermäusen und dem Orang (16—15) und beträgt in den meisten Ordnungen 19 oder 20, steigt aber bei vielen Ungulaten *(Perissodactylen)* auf 23, ja 24 und wird am größten bei *Procavia* (28—29). Die Sacralwirbel charakterisieren sich durch feste Verschmelzung untereinander und Verbindung ihrer Seitenfortsätze (nebst Rippenresten) mit den Hüftbeinen. Die Sacralregion wird in manchen Fällen nur durch einen Wirbel repräsentiert (einige Beutler, Huftiere, Nager), zu dem in anderen Fällen ein zweiter (einige Beuteltiere, viele Carnivoren) und weitere Schwanzwirbel hinzukommen, die zu einem einheitlichen *Os sacrum* verschmelzen. Mit diesem treten zuweilen noch folgende Caudalwirbel in synostotische Verbindung, die aber nicht mit dem Os ilium verbunden sind (von Gegenbaur als *pseudosacrale* Wirbel unterschieden), jedoch eine Verbindung mit dem Os ischii eingehen können *(Xenarthra, Pteropus).* Die nach Zahl und Beweglichkeit überaus wechselnden Schwanzwirbel verschmälern sich nach dem Ende der Leibesachse und besitzen nicht selten (Känguruh und Ameisenfresser) untere Dornfortsätze, verlieren aber nach hinten zu mehr und mehr sämtliche Fortsätze.

Von den beiden Extremitätenpaaren fehlen die vorderen in keinem Falle. Am Schultergürtel vermißt man da, wo die Vordergliedmaßen bei der Lokomotion nur zur Stütze des Vorderleibes dienen oder eine einfache pendelartige Bewegung ausführen, wie beim Rudern, Gehen, Laufen, Springen etc., das *Schlüsselbein* (Wale, Huftiere, Raubtiere), während sich sonst die *Scapula* mittels einer mehr oder minder starken, stabförmigen *Clavicula* dem Brustbein anfügt. Das hintere Schlüsselbein *(Coracoideum)* reduziert sich fast allgemein auf den Rabenfortsatz *(Processus coracoideus)* des Schulterblattes und bildet nur bei den *Monotremen* eine große, zum Brustbein reichende Knochenplatte. In festerer Verbindung mit dem Rumpfe als die vorderen Gliedmaßen stehen die hinteren Extremitäten, deren Gürtel im Zusammenhange mit dem Rudimentärwerden oder Ausfallen der hinteren Extremität bei den Walen und Sirenen rudimentär bleibt und durch zwei ganz lose mit der Wirbelsäule verbundene Knochen vertreten wird. Bei allen anderen Säugetieren ist der Beckengürtel mit den Seitenteilen des Kreuzbeines verbunden, seltener verwachsen und in der Regel durch die Symphyse der Scham- und Sitzbeine oder nur der Schambeine ventral geschlossen. Das Becken der Säuger hat eine von vorn nach hinten und ventral gerichtete Stellung. Die es zusammensetzenden drei Knochen

verwachsen zum sog. Hüftbein *(Os coxae)*. Die im Schulter- und Beckengürtel eingelenkten Gliedmaßen erfahren bei den schwimmenden Säugetieren eine beträchtliche Verkürzung und bilden entweder, wie die Vordergliedmaßen der *Cetaceen* und *Sirenen*, platte, in ihren Knochenstücken unbewegliche (bei den Sirenen mit Ellbogenbeuge) Flossen, bei den Cetaceen mit stark vermehrter Phalangenzahl der Finger (Hyperphalangie), oder wie bei den *Pinnipedien* flossenartige Beine, die auch als Fortschieber auf dem Lande gebraucht werden können. Bei den Flattertieren erlangen die Vordergliedmaßen in Verbindung mit einer zwischen den ungemein verlängerten Fingern, der Extremitätensäule und den Seiten des Rumpfes ausgespannten Hautfalte eine bedeutende Längenentwicklung. Sowohl an den Flossen der Cetaceen als an den Fluggliedmaßen der Fledermäuse fehlen

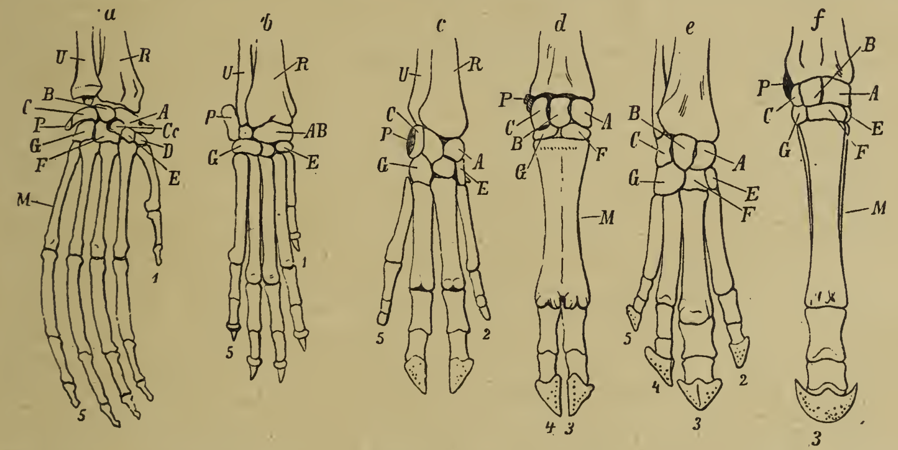


Fig. 972. Handskelete. *a* Vom Orang, *b* Hund, *c* Schwein, *d* Rind, *e* Tapir, *f* Pferd (*b, c, d, e, f* nach Gegenbaur).

R Radius, *U* Ulna, *A* Scaphoideum, *B* Lunare, *C* Triquetrum, *D* Trapezium, *E* Trapezoides, *F* Capitatum, *G* Hamatum, *P* Pisiforme, *Cc* Centrale carpi, *M* Metacarpus, *1—5* erster bis fünfter Finger.

Nagelbildungen, im letzteren Falle mit Ausnahme des aus der Flughaut vorstehenden, stets krallentragenden Daumens. Bei den Landsäugetieren verhalten sich die Extremitäten sowohl an Länge als hinsichtlich ihrer besonderen Gestaltung überaus verschieden. Der röhrenförmige *Humerus* steht im allgemeinen rücksichtlich seiner Länge im umgekehrten Verhältnis zu dem Metacarpalteil des Vorderfußes. *Radius* und *Ulna* übertreffen den Oberarm fast allgemein an Länge, ebenso an der Hintergliedmaße *Tibia* und *Fibula* den Oberschenkel *(Femur)*. Die Ulna bildet das Charniergelenk des Ellenbogens und läuft hier in einen Hakenfortsatz *(Olecranon)* aus, der Radius verbindet sich dagegen mit der Handwurzel und ist oft um die Ulna drehbar *(Pronatio, Supinatio)*, in anderen Fällen jedoch mit der Ulna verwachsen, welche dann bis auf den Gelenkfortsatz ein rudimentärer, grätenartiger Stab bleibt. An der Hintergliedmaße, deren Kniegelenk einen nach hinten offenen Winkel bildet und meist von einer Kniescheibe *(Patella)*

bedeckt wird, kann sich zuweilen (Beutler) auch die Fibula an der Tibia bewegen, in der Regel aber sind diese beiden Knochen verwachsen und die nach hinten und außen gelegene Fibula meist verkümmert. Weit auffallender sind die Verschiedenheiten am terminalen Abschnitt der Gliedmaßen (Fig. 972). Die Fünfzahl der Zehen reduziert sich in vielen Fällen in allmählichen Abstufungen, indem zuerst die aus zwei Phalangen zusammengesetzte Innenzehe (Daumen) rudimentär wird und hinwegfällt; dann die kleine Außenzehe sowie die zweitinnere Zehe verkümmern oder verschwinden, im ersteren Falle zuweilen als kleine vom Boden erhobene sog. Afterklauen an der hinteren Fläche des Fußes (Wiederkäuer) persistieren. Endlich reduziert sich auch die zweitäußere Zehe oder fällt ganz aus, so daß die Mittelzehe zur ausschließlichen Stütze der Extremitäten übrig bleibt (Einhufer). Dieser Reduktion der Zehen geht eine Vereinfachung und Veränderung der Fußwurzel- und Mittelfußknochen parallel, indem die Mittelfußknochen der rudimentären oder völlig ausfallenden seitlichen Zehen zu den sog. Griffelbeinen verkümmern oder ganz ausfallen und die beiden mittleren Metacarpalia (Metatarsalia) oft zu einem starken und langen Röhrenknochen (Canon) verschmelzen (Wiederkäuer). Die kleinen Wurzelknochen, welche zur Herstellung des Fußgelenkes verwendet werden und den durch die auftretende Extremität erzeugten Stoß wesentlich zu vermindern haben,

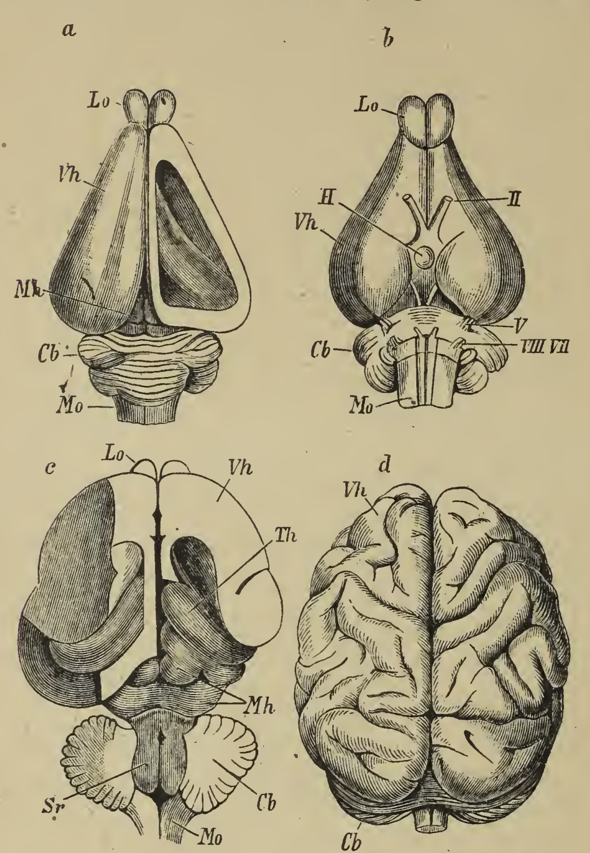


Fig. 973. Gehirn *a* des Kaninchens, von oben, Dach der rechten Hemisphäre abgetragen mit Einblick in den Seitenventrikel; *b* von unten; *c* der Katze, rechterseits der seitliche und hintere Abschnitt des Vorderhirns abgetragen, fast in gleicher Ausdehnung auch linkerseits, ebenso die Kleinhirnhemisphären zum großen Teile entfernt; *d* vom Orang (*a, b, c* nach Gegenbaur, *d* aus règne animal).

Vh Großhirnhemisphären, *Mh* Corpora quadrigemina, *Cb* Cerebellum, *Mo* Medulla oblongata, *Lo* Bulbus olfactorius, *II* Nervus opticus, *V* N. trigeminus, *VII, VIII* N. facialis und N. acusticus, *H* Hypophysis cerebri, *Th* Thalamus opticus, *Sr* Fossa rhomboidalis.

ordnen sich meist in zwei, bezw. drei Reihen an, aus welchen an den hinteren Gliedmaßen gewöhnlich zwei Knochen, das Sprungbein (*Talus* oder *Astragalus*) und Fersenbein *(Calcaneus)*, bedeutend hervortreten. Die Zehen des Vorderfußes kann man nach Analogie des menschlichen Körpers Finger nennen, zur Hand wird der Vorderfuß durch die Opponierbarkeit des inneren Fingers oder Daumens (Pollex). Auch am Fuße der hinteren Extremität ist zuweilen die große Zehe (Hallux) opponierbar, hiermit aber der Fuß noch nicht zur Hand, sondern nur zum Greiffuß (Affen) geworden, da zum Begriffe der Hand auch die besondere Anordnung der Knochen der Wurzel und der Muskulatur wesentlich erscheinen. Nach der Art und Weise, wie die Extremität beim Laufen den Boden berührt, unterscheidet man Sohlengänger (Plantigraden), Zehengänger (Digitigraden) und Spitzengänger (Unguligraden). Bei den letzteren ist die Zahl der Zehen und Mittelfußknochen bedeutend reduziert und die Extremität durch Umbildung des Mittelfußes zu einem langen Röhrenknochen ansehnlich verlängert.

Das Nervensystem (Fig. 973) zeichnet sich durch Größe und hohe Entwicklung des Großhirns aus, dessen Hemisphären einen so bedeutenden Umfang gewinnen, daß sie selbst das kleine Gehirn teilweise bedecken. Meist bei mehr kleinen Formen bleibt die Oberfläche der Großhirnhemisphären glatt, sonst treten an derselben Eindrücke auf, welche sich mehr und mehr zu regelmäßigen Furchen zur Begrenzung von Windungen *(Gyri)* anordnen. Es findet sich ferner eine die Großhirnhemispären verbindende Kommissur (der Balken, *Corpus callosum*), die bei Monotremen und Marsupialien noch fehlt. Dagegen treten die als Vierhügel sich darstellenden *Corpora quadrigemina* an Umfang zurück und werden großenteils oder vollständig von den hinteren Lappen der Großhirnhemisphären überdeckt. Unterer Hirnanhang *(Hypophysis)* und sog. Zirbel *(Epiphysis)* werden in keinem Falle vermißt. Das Kleinhirn *(Cerebellum)* ist kräftig entwickelt und zeigt eine Gliederung in ein Mittelstück, den sog. Wurm *(Vermis)*, und die seitlichen *Kleinhirnhemisphären.* Zwischen letzteren ist eine große ventrale Kommissur, die Varolsbrücke *(Pons Varoli)*, vorhanden, die sich bei den höheren Formen der Säugetiere zu einer mächtigen Anschwellung an der Übergangsstelle des Gehirnstammes in die Rückenmarkstränge vergrößert. Die zwölf Hirnnerven sind vollständig gesondert. Das Rückenmark erfüllt den Wirbelkanal gewöhnlich nur bis zur Kreuzbeingegend, in welcher es mit einem Büschel von Nerven *(Cauda equina)* endet.

Unter den Sinnesorganen zeigt das Geruchsorgan durch die Komplikation des Siebbeinlabyrinthes eine größere Entfaltung der Riechschleimhautfläche als in irgendeiner anderen Wirbeltierklasse. Die geräumige Nasenhöhle läßt einen unteren, nur als Luftweg dienenden Abschnitt unterscheiden, in welchem das zuweilen *(Phoca)* kompliziert gefaltete Maxilloturbinale seine Lage hat, das bei den Säugern kein Riechepithel mehr besitzt. Letzteres ist nur an den Ethmoturbinalia des oberen Abschnittes

der Nasenhöhle sowie an dem oberen Teile der Nasenscheidewand ausgebreitet. Die beiden Nasenhöhlen, durch eine mediane Scheidewand gesondert, kommunizieren oft mit Nebenräumen benachbarter Schädel- und Gesichtsknochen *(Sinus frontales, sphenoidales, maxillares)* und münden mittels paariger Öffnungen nach außen, welche bei den des Geruchsvermögens entbehrenden Cetaceen zu einer medianen Öffnung verschmelzen können *(Zahnwale)*; in diesem Falle dienen die Nasengänge lediglich als Luftwege. Die äußeren Nasenöffnungen werden in der Regel durch Knorpelstückchen gestützt. Aus ihrer Verlängerung kommt es in mehreren Fällen zur Entwicklung eines meist durch Knorpel gestützten Rüssels, welcher zum Wühlen und Tasten, bei beträchtlicher Ausbildung (Elefant) als Greiforgan benutzt wird. Bei tauchenden Säugetieren können die Nasenöffnungen durch Muskeln (Seehunde) oder durch Klappenvorrichtungen geschlossen werden. Häufig findet sich an der äußeren Nasenwand oder in der Höhle des Oberkiefers eine Nasendrüse *(Stenosche Nasendrüse)*. Die inneren Nasenöffnungen (Choanen) münden stets paarig und weit nach hinten am Ende des weichen Gaumens in den Rachen. Den Säugetieren kommt auch das Jacobsonsche Organ zu. Es besteht aus zwei unterhalb der Nasenhöhle gelegenen Kanälen, welche mit der Mundhöhle am Gaumen durch die Stensonschen Gänge in Verbindung stehen.

Die Augen verhalten sich nach dem Grade ihrer Ausbildung verschieden und sind bei den in der Erde lebenden Säugetieren überaus klein, in einigen Fällen *(Spalax, Chrysochloris)* ganz unter der Haut verborgen, unfähig, Lichteindrücke aufzunehmen. Sie liegen meist an den Seiten des Kopfes in einer unvollständig geschlossenen, mit der Schläfengegend verbundenen Orbita, nur bei den *Primaten* nach vorn gekehrt. Außer dem oberen und unteren Augenlide findet sich eine Nickhaut (häufig mit Harderscher Drüse), wenngleich nicht in der vollkommenen Ausbildung und ohne den Muskelapparat der Nickhaut der Vögel, zuweilen auf ein kleines Rudiment *(Plica semilunaris)* am inneren Augenwinkel reduziert. Der Augapfel besitzt eine mehr oder minder sphärische Gestalt (bei den Cetaceen u. a. mit verkürzter Achse) und kann häufig durch einen Retractor bulbi in die Orbita zurückgezogen werden. Die Tränendrüse *(Glandula lacrimalis)* liegt an der oberen äußeren Seite der Orbita und mündet in den Conjunctivalsack; von hier wird ihr Sekret durch die am inneren Augenwinkel beginnenden Tränenröhrchen in den Tränensack und aus diesem durch den *Ductus nasolacrimalis* in die Nasenhöhle abgeleitet. Ein Tapetum der Chorioidea trifft man bei den Carnivoren, Delphinen, Huftieren und einigen Beutlern an.

Das Gehörorgan (mit statischem Organ) (Fig. 104 *b*, 974) zeichnet sich durch kompliziertere Ausbildung des äußeren Ohres, durch die Dreizahl der in der Paukenhöhle gelagerten Gehörknöchelchen und durch die meist in zwei bis drei Spiralgängen gewundene Schnecke, welche mit dem *Sacculus* des häutigen Labyrinthes durch einen engen Kanal *(Ductus reuniens)* in

Verbindung steht, aus, während von dem *Utriculus* die drei halbkreisförmigen Kanäle ausgehen. Der Schneckengang, welcher das Cortische Organ (Fig. 105), den Endapparat des Nervus cochlearis enthält, wird in seinem Verlaufe von mit Lymphe *(Perilymphe)* erfüllten Räumen begleitet, von denen der eine *(Scala vestibuli)* mit dem den Vorhof einnehmenden Lymphraum in Kommunikation steht, der andere *(Scala tympani)* mit dem ersteren an der Kuppel der Schnecke zusammenhängt und gegen die Paukenhöhle hin durch die membranös verschlossene *Fenestra cochleae* angrenzt. Die beiden Lymphräume werden durch die *Lamina spiralis* von

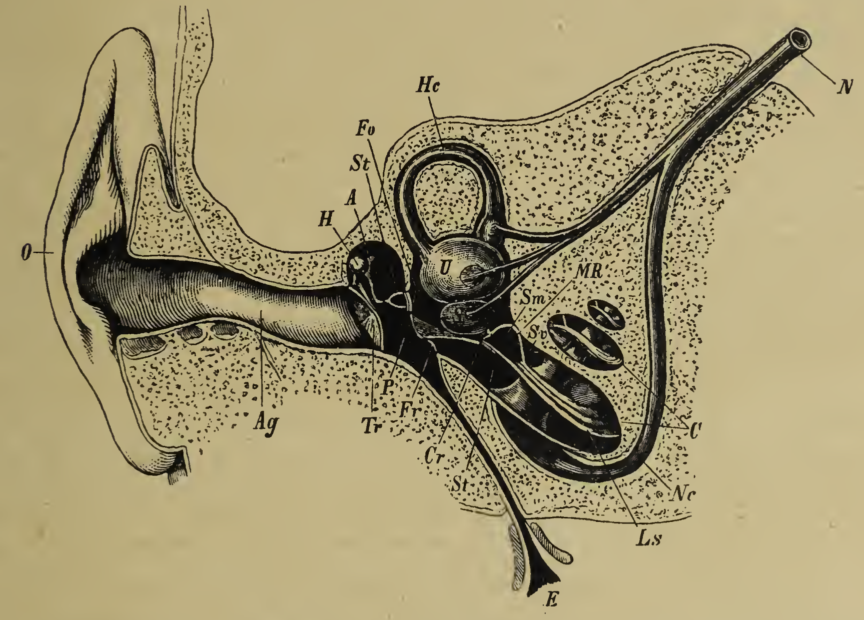


Fig. 974. Gehörapparat des Menschen (schematisch, nach Czermak, etwas verändert).
O Ohrmuschel, *Ag* äußerer Gehörgang, *Tr* Trommelfell (Membrana tympani), *H* Hammer, *A* Amboß, *St* Steigbügel, *P* Paukenhöhle (Cavum tympani), *E* Tuba auditiva (Eustachii), *Fo* Fenestra vestibuli, *Fr* Fenestra cochleae, *U* Utriculus, *Hc* halbkreisförmiger Kanal, *S* Sacculus, *Cr* Ductus reuniens, *C* Schnecke (Cochlea), *MR* Membrana Reissneri, *Ls* Lamina spiralis, *Sm* Scala media, *Sv* Scala vestibuli, *St* Scala tympani, *N* Nervus acusticus, *Nc* Nervus cochlearis.

einander geschieden; der das Cortische Organ enthaltende Schneckengang *(Scala media)* liegt gegen die Außenseite der Schnecke gedrängt und wird von der Scala vestibuli durch eine schräg ausgespannte Membran, die *Membrana Reissneri,* geschieden. Das häutige Labyrinth ist mit Flüssigkeit *(Endolymphe)* gefüllt und enthält im Utriculus und Sacculus die Statolithen. Die Paukenhöhle ist ungleich geräumiger und keineswegs immer auf den Raum des oft blasig vorspringenden Paukenbeines beschränkt, sondern mit Höhlungen benachbarter Schädelknochen in Kommunikation gesetzt. Am umfangreichsten ist sie bei Cetaceen, bei denen sich der Schall nicht wie bei den Luftbewohnern durch Trommelfell und Gehörknöchelchen dem Vorhofsfenster mitteilt, sondern vornehmlich von

den Kopfknochen aus durch die Luft der Paukenhöhle auf das Fenster der ungewöhnlich vergrößerten Schnecke fortpflanzen und von da auf das Labyrinthwasser der Scala tympani übertragen soll. Das häutige Labyrinth liegt geschützt in dem Felsenbein eingebettet, welches bei den Cetaceen nur durch Bandmasse mit den benachbarten Knochen zusammenhängt. Von den drei in der Paukenhöhle gelegenen Knöchelchen (Steigbügel, Amboß, Hammer) dient der bei Monotremen, einigen Marsupialien, *Manis* noch säulenförmige, sonst steigbügelförmige *Stapes* mit seiner (dem Operculum der niederen Vertebraten homologen) Platte zum Verschlusse der Fenestra vestibuli, während der Hammer sich an das Trommelfell anschließt. Die Eustachische Tube mündet bei den Cetaceen in den Nasengang, in allen anderen Fällen in die Rachenhöhle. Ein äußeres Ohr fehlt den Monotremen, vielen Pinnipedien und den Cetaceen, bei denen auch der äußere Gehörgang außerordentlich eng ist; rudimentär bleibt es bei den Wasserbewohnern, die ihre äußere Ohröffnung durch eine klappenartige Vorrichtung verschließen können, und bei den in der Erde wühlenden Säugetieren. In allen anderen Fällen wird dasselbe durch einen überaus verschieden geformten, durch Knorpelstücke gestützten äußeren Aufsatz gebildet, der meist durch besondere Muskel bewegt werden kann.

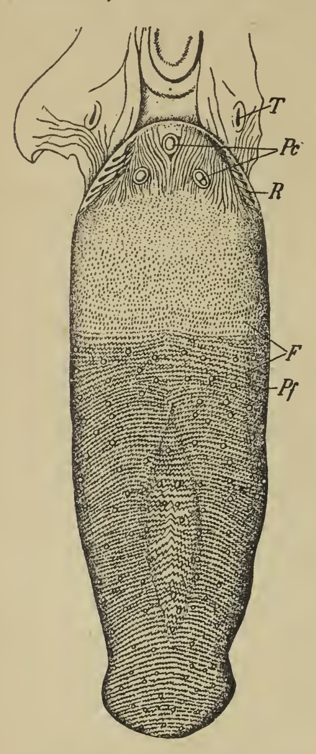


Fig. 975. Zunge von *Didelphys virginiana*, Oberansicht (nach B. Haller).

Pc Papillae circumvallatae, *R* P. foliatae (Randorgan), *Pf* P. fungiformes, *F* P. filiformes, *T* Tonsille.

Der Tastsinn knüpft sich vorzugsweise an Nervenausbreitungen in der Haut der Extremitätenspitze, aber auch an die Zunge, den Rüssel und die Lippen, in welchen sehr allgemein, aber auch an anderen Körperstellen, lange borstenartige Tasthaare (*Vibrissae*, Sinushaare) mit eigentümlichen Nervenverzweigungen des Balges eingepflanzt liegen. Von Tastorganen finden sich Tast- oder Merkelsche Zellen, die Meißnerschen Körperchen (in reichster Menge an den Volar- und Plantarflächen der Extremitäten bei Primaten), endlich Kolbenkörperchen (Fig. 91—93).

Der Geschmacksinn hat seinen Sitz vornehmlich an der Zungenwurzel und scheint eine weit höhere Ausbildung als in irgend einer anderen Tierklasse zu erreichen. An der Zungenwurzel (Fig. 975) sind es die Papillae circumvallatae und die am Zungenrande gelegenen Papillae foliatae, an denen die Geschmacksknospen (Fig. 98) in größter Menge vorkommen. Letztere treten auch vereinzelt an den über die ganze obere Fläche der Zunge verstreuten Papillae fungiformes sowie am weichen Gaumen auf.

Am Eingang in die Verdauungsorgane findet sich fast allgemein eine Zahnbewaffnung der Kiefer. Nur einzelne Gattungen, wie *Tachyglossus (Echidna), Manis* und *Myrmecophaga*, entbehren der Zähne durchaus, während die Bartenwale wenigstens im Fötus noch Zahnkeime entwickeln und an der Innenfläche des Gaumens senkrechte, in Querreihen gestellte Hornplatten (Barten) tragen (Fig. 976), die den mächtig entwickelten Gaumenleisten der übrigen Säuger entsprechen. Hornzähne finden sich bei *Ornithorhynchus*, Hornplatten bei den *Sirenia*.

Niemals zeigt das Gebiß der Säugetiere eine so reiche Bezahnung, wie wir sie bei den Fischen, Amphibien und Reptilien antreffen, indem sich die Zähne auf Oberkiefer, Zwischenkiefer und Unterkiefer beschränken. Dazu kommt, daß die Entstehung der Zahnanlagen bereits mit dem Embryonalleben abschließt. Auch werden diese im Gegensatze zu den angewachsenen Zähnen der Reptilien frühzeitig von der Kieferanlage aufgenommen und brechen später aus derselben hervor. Die Zähne (Fig. 977) sind daher stets in Alveolen eingekeilt. An den meisten Zähnen läßt sich eine äußere aus dem Zahnfleisch vorstehende Partie des Zahnes, die *Krone*, von der eingekeilten *Wurzel* unterscheiden. Solche Zähne heißen *Wurzelzähne;* sie besitzen ein abgeschlossenes Wachstum im Gegensatze zu jenen Zähnen, die am unteren Ende beständig fortwachsen (Hauer der Elefanten, Nagezähne der Rodentia etc.), die Unterscheidung von Wurzel und Krone nicht gestatten und *wurzellose Zähne* genannt werden. Die wurzellosen Zähne sind aus Wurzelzähnen hervorgegangen.

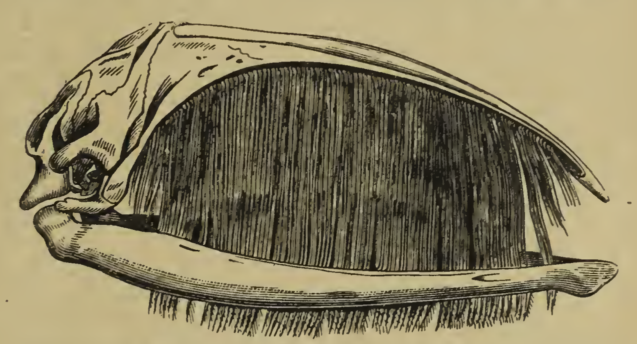


Fig. 976. Schädel von *Balaena mysticetus* mit den Barten (aus règne animal).

Die Krone der Wurzelzähne wird in der Regel von Schmelz überzogen, während im übrigen die Oberfläche des die Hauptmasse bildenden Dentins von dem sog. Zement (einem vom Alveolarperiost entstandenen Knochengewebe) bedeckt ist, das in manchen Fällen auch auf der Zahnkrone abgesetzt wird (Fig. 978 *d*). Die wurzellosen Zähne sind schmelzlos oder nur teilweise von Schmelz bedeckt, so die Nagezähne der meisten Rodentia nur an der Vorderfläche.

Selten und nur da, wo das Gebiß als Apparat zum Erfassen der Beute verwendet wird, verhalten sich die Zähne nach Form und Leistung in allen Teilen der Kieferknochen gleichartig als kegel- oder stiftförmige Fangzähne, wie bei den Delphinen, *Dasypodidae;* dann ist die Zahl derselben eine verhältnismäßig bedeutende; ihr geht eine Verlängerung der Kiefer

parallel. Diesem *homodonten* Gebisse steht das sonst vorkommende *heterodonte* Säugetiergebiß gegenüber, in welchem eine Arbeitsteilung eintritt, indem nur ein Teil der Zähne zum Ergreifen, ein anderer zur Zerkleinerung der Nahrung Verwendung findet (Backenzähne) und demgemäß entsprechend umgestaltet erscheint. Die Zahl der Zähne ist hier eine beschränkte und der Kiefer kürzer. Das homodonte Gebiß der Säugetiere ist sekundär aus dem heterodonten entstanden. Man unterscheidet in letzterem Falle nach ihrer Lage in den vorderen, den seitlichen und hinteren Teilen der Kiefer Schneidezähne *(Dentes incisivi)*, Eckzähne *(D. canini)* und Backenzähne, von denen vordere bereits im Milchgebiß vertretene *D. praemolares* und hintere *D. molares* unterschieden werden. Die Schneidezähne haben meißelförmige Gestalt und dienen zum Abschneiden und Ergreifen der Nahrung, oben gehören sie dem Zwischenkiefer an. Die Eckzähne, welche sich zu den Seiten der Schneidezähne, je einer in jeder Kieferhälfte, erheben, sind kegelförmig oder auch hakenförmig und scheinen vornehmlich als Waffen zum Angriff und zur Verteidigung geeignet. Nicht selten aber (Nagetiere. Wiederkäuer) fehlen sie ganz und das Gebiß zeigt eine weite Lücke *(Diastema)* zwischen Schneidezähnen und Backenzähnen. Die letzteren dienen besonders zur feineren Zerstückelung der aufgenommenen Nahrung und haben meist höckerige oder mit Mahlflächen versehene Kronen sowie mehrfache Wurzeln.

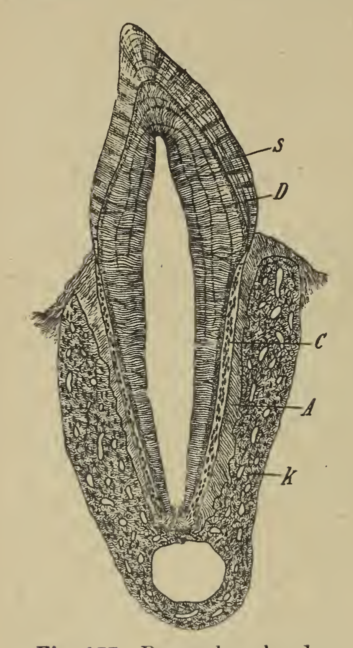


Fig. 977. Praemolarzahn der Katze in situ, im Längsschliff (nach Waldeyer).
S Schmelz, *D* Dentin, *C* Zement, *A* Alveolarperiost, *K* Unterkiefer.

Als ursprüngliche Form des Säugetierzahnes wird die Kegelform (*haplodonter* Zahntypus) angesehen, welche in den Eckzähnen, vielfach auch in den Schneidezähnen beibehalten ist. Die mannigfaltigsten Differenzierungen haben die Backenzähne durch Vergrößerung der Krone und verschiedenartig geformte Fortsatzbildungen erfahren. Man betrachtet sie in der Weise aus dem Kegelzahn hervorgegangen, daß sich zunächst an seinem Vorder- und Hinterrande je eine kleinere Nebenspitze entwickelte, die in gleicher Reihe mit der Hauptspitze stehen (*triconodonter* Typus jurassischer Säugetiere, sekundär wieder entwickelt bei *Pinnipedien*); in der für die Backenzähne der rezenten Säugetiere charakteristischen Ausgangsform, dem *trituberculaeren* Typus, sind die Nebenspitzen im Oberkiefer nach außen, im Unterkiefer nach innen verschoben. Dazu kam an den Backenzähnen am Hinterende ein weiterer Bestandteil, Ferse oder *Talon*, durch welchen der *Tuber-*

cular-sectorial-Zahn charakterisiert ist (wie Reißzahn der Carnivoren) (Fig. 978 *a*). Das Gebiß wird als *secodont* bezeichnet, wenn, wie bei Insectivoren, Carnivoren, die Krone schneidend ist, als *bunodont,* wenn die verbreiterte Krone vier konische Höcker trägt. Verlängern und vereinigen sich diese Höcker zu zwei quergestellten Jochen, so heißt das Gebiß *lophodont* (Fig. 978 *b*), gestalten sich dieselben V-förmig, so wird das Gebiß *selenodont* (Fig. 978 *c*). Die Täler zwischen den Jochen können wieder mit Zement ausgefüllt sein (Fig. 978 *d*) (Backenzähne der Elefanten und Wiederkäuer, Schneidezähne vom Pferd). Nun tritt aber auch noch eine andere Form von Backenzähnen auf, die *multituberculare,* mit unregelmäßig gestellten Höckern, und zwar findet sich dieselbe bei ältesten Säugetierresten und im vergänglichen Gebiß von *Ornithorhynchus.*

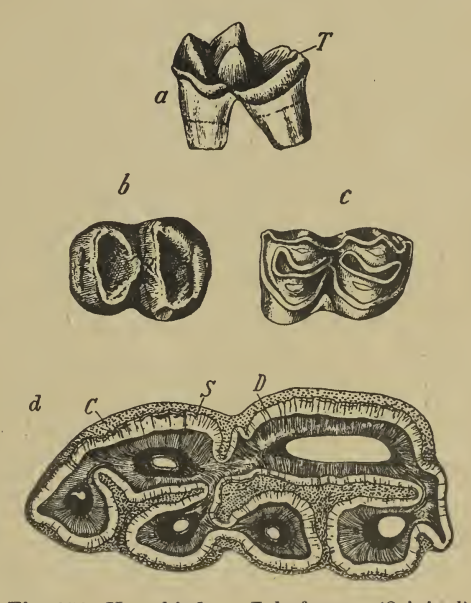


Fig. 978. Verschiedene Zahnformen (Original). *a* Unterer Reißzahn von *Lutra lutra* (Tubercular-sectorial-Typus), Medialansicht. *T* Talon. — *b* Unterer Molar (lophodont) von *Tapirus indicus.* Obenansicht der Krone. — *c* Unterer Molar (selenodont) von *Cervus canadensis.* Obenansicht der Krone. — *d* Querschliff durch den stark schmelzfaltigen Backenzahn des Pferdes. *S* Schmelz, *D* Dentin, *C* Zement.

Entweder — wie bei den Cetaceen und meisten Edentaten — persistieren die Zähne zeitlebens und das Gebiß erfährt keine Erneuerung *(Monophyodonten),* oder es findet ein einmaliger Zahnwechsel statt *(Diphyodonten)* (Fig. 979). Nicht nur die Schneide- und Eckzähne des Milchgebisses werden durch neue ersetzt, auch an die Stelle der Backenzähne des Milchgebisses treten neue, die *Praemolaren,* und das *Milchgebiß* wird in das bleibende des ausgebildeten Tieres übergeführt. Im Gegensatze zu den (vorderen) Backenzähnen des Milchgebisses brechen die hinteren Backenzähne *(Dentes molares)* später, zuweilen erst nach mehr oder minder vollständiger Beseitigung des Milchgebisses hervor und zeichnen sich jenen gegenüber meist — in manchen Fällen trifft das umgekehrte Verhältnis zu — sowohl durch die Größe und Zahl der Wurzeln, als den Umfang der Krone aus. Die vorderen Backenzähne sind in der Regel kleiner und mit mehr scharfspitziger als höckeriger Krone versehen, sie fallen leichter aus und heißen deshalb auch Lückenzähne. Der Zahnwechsel betrifft nicht immer alle Zähne des Milchgebisses, das sich somit teilweise im bleibenden Gebisse erhält *(Erinaceus);* er beschränkt sich bei den *Marsupialia* auf einen Zahn (hintersten Praemolar), so daß deren bleibendes Gebiß fast ganz dem Milchgebisse ent-

spricht. Ein sog. horizontaler Zahnwechsel durch von hinten erfolgenden Nachschub neugebildeter Zähne als Ersatz abgenutzter vorderer findet sich bei *Elephas*, den *Sirenia*, *Macropus* u. a. Bei Robben, einigen Edentaten bleibt das Milchgebiß rudimentär und verfällt zuweilen vor der Geburt der Resorption.

Man bedient sich zur einfachen Darstellung des Gebisses bestimmter Formeln, in denen die Zahl der Vorder- und Eckzähne, Praemolaren und Molaren in Ober- und Unterkinnlade angegeben ist. Die noch nicht durch Ausfall hinterer Backenzähne oder seitlicher Schneidezähne reduzierte Normalzahl des diphyodonten Gebisses führt zur Normalform $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$.

Von der Entwicklung des Säugetierzahnes ist hervorzuheben, daß die Schmelzanlage des Zahnes dem Epithel der *Zahnleiste (Schmelzleiste)* entstammt, welches in früher Fötalzeit längs der Kieferanlage in die Tiefe wuchert. Die unter der Schmelzleiste entstehenden zapfenförmigen Dentinkeime der Cutis wachsen jener entgegen; über jedem der letzteren bildet die Schmelzleiste einen kappenartigen Aufsatz des Dentinkeimes, den Schmelzkeim, während sich das umgebende Bindegewebe als „Zahnsäckchen" verdichtet. Jener gestaltet sich unter allmählicher Abschnürung von der Primitivfalte zu dem Schmelzsäckchen um, indem sich die inneren, sternförmig werdenden Zellen zu einer schleimigen Schmelzpulpa umwandeln; dagegen gewinnt das dem Dentinkeim auflagernde Zellenstratum eine hohe zylindrische Form und erzeugt die Schmelzsubstanz. Nicht sämtliche Zahnanlagen stehen auf der gleichen Entwicklungsstufe, vielmehr sind einzelne vor den anderen vorausgeschritten und kommen demgemäß auch früher zum Durchbruch. Die bleibenden Zähne, welche vielleicht scheinbar als besondere Serie (zweite Dentition) unter Verdrängung der früher hervorgebrochenen und als Milchzähne fungierenden Zähne zum Durchbruch gelangen, bilden sich im Zusammenhang mit dem Schmelzkeim der Milchzähne aus Schmelzkeimen des Primitivfaltenrestes.

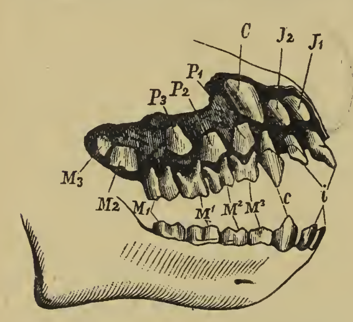


Fig. 979. Gebiß im Wechsel von *Cebus* (nach Owen).
i Schneidezähne, *c* Eckzähne, M^1 M^2 M^3 Molaren des Milchgebisses; J_1 J_2 Schneidezähne, *C* Eckzahn, P_1 P_2 P_3 Praemolaren, M_1 M_2 M_3 Molaren des bleibenden Gebisses.

Für eine Anzahl Beutler, *Erinaceus* u. a. wurden auch Anlagen eines dem Milchgebisse vorangehenden *praelactealen* oder *Vormilchgebisses* nachgewiesen (Leche, Woodward). Nimmt man hinzu, daß auch dem permanenten Gebisse folgende Zahnanlagen beobachtet sind, so gelangt man zu der Annahme von vier Dentitionen bei den Säugetieren.

Neben den Hartgebilden im Eingange der Verdauungshöhle sind für die Einführung und Bearbeitung der Speise weiche, bewegliche Lippen an den Rändern der Mundspalte und eine fleischige, sehr verschieden

geformte Zunge von wesentlicher Bedeutung (Fig. 980). Lippen fehlen bei den Monotremen, deren Kieferränder von einer Hornschichte überdeckt sind. Die Lippen setzen sich nach hinten in die Wangenhaut fort, welche seitlich die Kieferspalte überdeckt und sich nicht selten bei Nagern, Affen etc. in weite Aussackungen, sog. *Backentaschen*, erweitert. Durch die Ausbildung von Lippen und Wange entsteht zwischen letzteren und den Kieferrändern ein Vorhof der Mundhöhle *(Vestibulum oris)*. Lippen- und Wangenschleimhaut besitzen bei vielen Säugern papillenförmige (bes. bei Wiederkäuern) oder leistenförmige Erhebungen. Die Zunge ist stets sehr muskulös und beweglich; sie ragt, ausgenommen die Cetaceen, mit freier Spitze am Boden der Mundhöhle hervor und erscheint an ihrem vorderen Teile vornehmlich zum Tasten und Fühlen, in einzelnen Fällen aber auch zum Ergreifen (Giraffe) und Erbeuten (Ameisenfresser) der Nahrung befähigt. Ihre Bedeutung als Hilfsorgan der Nahrungsaufnahme hängt auch mit dem Vorhandensein mannigfach gestalteter, oft verhornter und Widerhäkchen tragender Papillen (Papillae filiformes) an ihrer oberen Fläche zusammen (Fig. 975). Als Stütze der Zunge dient das Zungenbein, dessen vordere Hörner sich an den Griffelfortsatz des Schläfenbeines anheften, während die hinteren den Kehlkopf

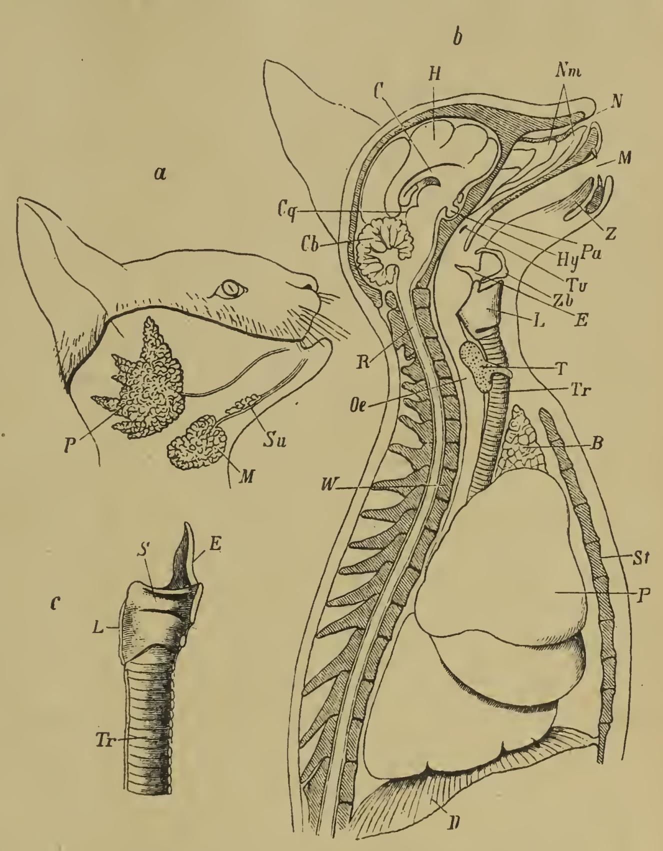


Fig. 980. Eingang des Verdauungsapparates sowie die Respirationsorgane des Kätzchens (nach einer Zeichnung von C. Heider).

a Kopf mit den freigelegten Speicheldrüsen. *P* Parotis, *M* Submaxillaris, *Su* Sublingualis. — *b* Längsschnitt durch Kopf und Brust, die Respirationsorgane in Seitenansicht. *N* Nasenöffnung, *Nm* Nasenmuscheln, *M* Mund, *Z* Zunge, *Pa* Gaumensegel, *Oe* Oesophagus, *L* Kehlkopf, *E* Kehldeckel (Epiglottis), *Zb* Zungenbein, *Tr* Trachea, *P* Lunge, *D* Zwerchfell, *T* Thyreoidea, *B* Thymus, *Tu* Öffnung der Tuba auditiva in den Rachen, *H* Großhirnhemisphäre, *C* Corpus callosum, *Cq* Corpora quadrigemina, *Cb* Cerebellum, *R* Rückenmark, *Hy* Hypophysis, *W* Wirbelsäule, *St* Sternum. — *c* Längsschnitt durch den Kehlkopf *(L)* und Anfangsteil der Trachea *(Tr)*. *S* Stimmband, *E* Kehldeckel.

tragen, sodann ein das Os entoglossum vertretender Knorpelstab *(Lytta)*. Unterhalb der Zunge tritt zuweilen (Prosimiae u. a.) eine einfache oder doppelte Hervorragung auf, welche als Unterzunge bezeichnet wird. Das Dach der Mundhöhle wird von dem harten Gaumen gebildet, dessen Schleimhaut in regelmäßigen Abständen quere Gaumenleisten bildet, welche bei den Bartenwalen sich zu mächtigen Hornplatten, den Barten, entwickeln. In Fortsetzung des harten Gaumens findet sich als den Säugetieren eigentümliches Gebilde das Gaumensegel *(Velum palatinum)*, welches die Grenze zwischen Mundhöhle und Pharynx bildet. Mit Ausnahme der Cetaceen besitzen alle Säugetiere Speicheldrüsen, eine Ohrspeicheldrüse *(Parotis)*, eine *Submaxillaris* und *Sublingualis*, deren flüssiges Sekret vornehmlich bei den Pflanzenfressern in reicher Menge ergossen wird. Die auf den weiten Schlund folgende Speiseröhre besitzt meist eine ansehnliche Länge, indem sie erst unterhalb des Zwerchfelles in den Magen einführt. Dieser stellt in der Regel einen einfachen, quergestellten Sack dar, gliedert sich aber häufig in eine Anzahl von Abschnitten (zuweilen unter Beteiligung von kropfartigen Aussackungen des Oesophagus), die, am vollkommensten bei den Wiederkäuern ausgeprägt, als verschiedene Mägen unterschieden werden. Der Magen zeichnet sich durch den Besitz von Labdrüsen (Fig. 44 *b*) aus, sein Pylorusabschnitt schließt sich vom Anfang des Dünndarms durch einen Ringmuskel nebst nach innen vorspringender Falte mehr oder minder scharf ab. Der Darmkanal zerfällt in Dünndarm und Dickdarm, deren Grenze durch das Vorhandensein sowohl einer Klappe, als auch meist eines namentlich bei Pflanzenfressern mächtig entwickelten Blinddarms, von dem ein Teil zum sog. wurmförmigen Fortsatz *(Processus vermiformis)* verengt sein kann, bezeichnet wird. Die vordere Partie des Dünndarms, das Duodenum, enthält in seiner Schleimhaut die sog. Brunnerschen Drüsen und nimmt das Sekret der ansehnlichen Leber und Bauchspeicheldrüse auf. Zuweilen entbehrt die mehrfach gelappte Leber einer Gallenblase; ist diese aber vorhanden, so vereinigen sich Gallenblasengang *(D. cysticus)* und Lebergallengang *(D. hepaticus)* zu einem gemeinsamen Ausführungsgange *(D. choledochus)*. Der Dünndarm zeigt die beträchtlichste Länge bei den Gras- und Blätterfressern; er ist sowohl durch die zahlreichen Falten und Zöttchen seiner Schleimhaut, als durch den Besitz einer großen Menge schlauchförmiger Drüsen (Lieberkühnsche Drüsen) ausgezeichnet. Der Endabschnitt des Dickdarms, der Mastdarm, mündet, ausgenommen die durch den Besitz einer Kloake an die Verhältnisse bei niederen Vertebraten anschließenden *Monotremen*, hinter der Urogenitalöffnung, wenn auch zuweilen *(Marsupialia)* mit dieser noch von einem gemeinsamen Walle umgrenzt.

Die paarigen Lungen (Fig. 980) sind frei in der Brusthöhle suspendiert; sie sind meist (ausgenommen *Cetaceen, Sirenia* u. a.) in einzelne Lappen geteilt und zeichnen sich durch den Reichtum der Bronchialverästelungen aus, deren feinste Ausläufer in konischen, an den Wänden mit halbkugeligen

Ausbuchtungen (Alveolen) versehenen terminalen Luftsäckchen *(Sacculi alveolares)* enden. In den Scheidewänden aneinanderstoßender Alveolen finden sich Löcher, in besonders großer Zahl bei Fledermäusen, Insectivoren. Die Atmung geschieht vornehmlich durch Bewegungen des für die Säugetiere charakteristischen *Zwerchfelles (Diaphragma)*, das eine vollkommene, meist quergestellte Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle bildet und bei der Kontraktion seiner muskulösen Teile als Inspirationsmuskel wirkt, indem die Brusthöhle erweitert wird. Daneben kommen auch Hebungen und Abduktionen der Rippen bei der Erweiterung des Thorax in Betracht. Die Luftröhre verläuft mit seltener Ausnahme *(Bradypus)* gerade, ohne Windungen und teilt sich an ihrem unteren Ende in zwei zu den Lungen führende Bronchien, zu denen noch ein kleiner Nebenbronchus der rechten Seite hinzukommen kann. Sie wird durch knorpelige, hinten offene Halbringe, nur ausnahmsweise durch vollständige Knorpelringe gestützt und beginnt in der Tiefe des Schlundes hinter der Zungenwurzel mit dem Kehlkopf *(Larynx)*, welcher, von den hinteren Hörnern des Zungenbeines getragen, durch den Besitz von unteren Stimmbändern, komplizierten Knorpelstücken (Ringknorpel, Schildknorpel, Gießbeckenknorpel) und Muskeln zugleich als Stimmorgan eingerichtet ist. Den Cetaceen fehlen an ihrem Kehlkopf, welcher im Grunde des Pharynx pyramidal bis zu den Choanen hervorsteht, die Stimmbänder. Die spaltenförmige Stimmritze wird von einem beweglichen Kehldeckel *(Epiglottis)* überragt, der am oberen Rande des Schildknorpels festsitzt, beim Herabgleiten der Speise sich senkt und die Stimmritze schließt. Zuweilen finden sich am Kehlkopfe häutige oder knorpelige Nebenräume, welche teils (Kehlsäcke von *Balaena)* die Bedeutung von Luftbehältern haben, teils (manche Affen) als Resonanzapparate zur Verstärkung der Stimme dienen und bei Brüllaffen zum Teil in den gehöhlten Zungenbeinkörper eintreten.

Das Herz (Fig. 981) der Säugetiere ist wie das der Vögel in eine rechte venöse und linke arterielle Abteilung mit Vorhof und Kammer (zuweilen, wie bei *Halicore,* auch äußerlich) gesondert. Die rechte Atrioventricularklappe besteht mit Ausnahme der *Monotremen* aus drei (daher *Valvula tricuspidalis*), die linke aus zwei *(V. bicuspidalis)* häutigen Platten, welche durch sehnige Fäden *(Chordae tendineae)* mit den Papillarmuskeln der Kammerwand verbunden sind. Der Bulbus cordis erscheint in die Herzkammer einbezogen. Das Herz liegt vom Pericardium umschlossen und entsendet einen linken Aortenbogen (Fig. 854 *f*), aus dem häufig eine rechte Anonyma mit den beiden Carotiden und der rechten Subclavia und eine linke Subclavia, oder drei Gefäßstämme, eine rechte Anonyma mit rechter Carotis und rechter Subclavia, eine linke Carotis und linke Subclavia nebeneinander entspringen. In den rechten Vorhof, in welchen der Sinus venosus aufgenommen ist, münden bei Monotremen, Marsupialien, vielen Nagern und Insektivoren sowie Elefanten außer der unteren zwei obere Hohlvenen ein, sonst ist außer der unteren bloß eine rechte obere Hohlvene vor-

handen, indem das Blut der linken oberen Hohlvene durch eine Queranastomose in die rechte geleitet wird, während die linke eine sehr bedeutende Reduktion erfährt und im Extrem, wenn nämlich auch das Blut der linken hinteren Kardinalvene *(V. hemiazygos)* durch einen Quergang in die rechte *(V. azygos)* übergeführt ist, zum Sinus der Kranzvene des Herzens *(Sinus coronarius cordis)* rückgebildet erscheint (Fig. 856). Ein Leberpfortaderkreislauf ist überall vorhanden, das Nierenpfortadersystem fehlt. Wundernetze sind namentlich für arterielle Gefäße bekannt geworden und finden sich an den Extremitäten grabender und kletternder Tiere *(Loris, Myrmecophaga, Bradypus* etc.), an der Carotis rings um die Hypophysis bei Wiederkäuern, bei den letzteren auch an der Ophthalmica in der Tiefe der Augenhöhle, endlich an den Intercostalarterien und den Venae iliacae der Delphine. Die Lymphgefäße, jene des ganzen hinteren Körperabschnittes in einem längs der Wirbelsäule verlaufenden *Ductus thoracicus* gesammelt, münden in das obere Hohlvenensystem. Lymphherzen fehlen. Lymphdrüsen finden sich im ganzen Körper vor; zu denselben gehören auch die *Tonsilla* und die Peyerschen Plaques des Mitteldarmes. Die *Milz*, ferner die vornehmlich in früher Jugendzeit entwickelte *Thymus* und die Schilddrüse *(Thyreoidea)* (Fig. 980) haben allgemeine Verbreitung.

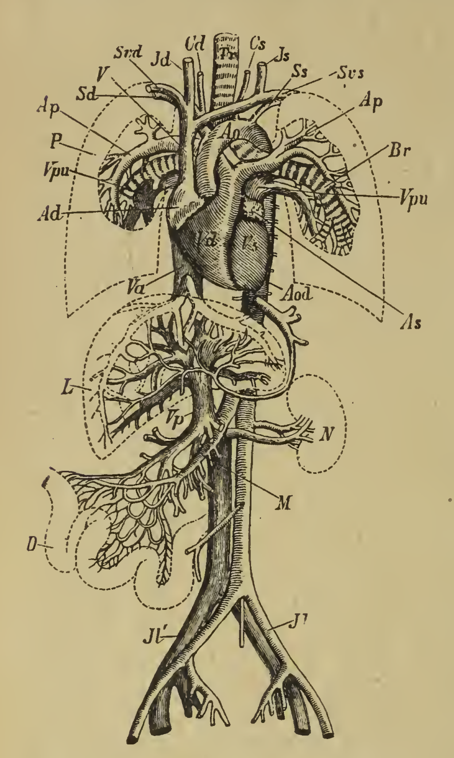


Fig. 981. Kreislaufapparat des Menschen (aus Owen, nach Allen Thomson).
Vd rechter, *Vs* linker Ventrikel, *Ad* rechtes, *As* linkes Atrium, *Ao* Arcus aortae, *Aod* Aorta descendens, *Cd* Carotis dextra, *Cs* C. sinistra, *Sd* Arteria subclavia dextra, *Ss* A. subclavia sinistra, *M* A. mesenterica superior, *Jl* A. iliaca communis, *Va* Vena cava inferior, *V* V. cava superior, *Jl'* V. iliaca communis, *Vp* V. portae, *Jd* V. jugularis dextra, *Js* V. j. sinistra, *Svd* Vena subclavia dextra, *Svs* V. subclavia sinistra, *Ap* Arteria pulmonalis, *Vpu* Vena pulmonalis, *Tr* Trachea, *Br* Bronchen, *P* Lunge, *L* Leber, *N* Niere, *D* Darm.

Die Nieren (Fig. 982) entsprechen dem Metanephros und bestehen zuweilen aus abgesetzten, am Nierenbecken vereinigten Läppchen (Seehunde, Delphine), erscheinen jedoch in der Regel als kompakte Drüsen von bohnenförmiger Gestalt; sie liegen in der Lendengegend außerhalb des Bauchfelles. Die aus dem sog. Nierenbecken entspringenden Harnleiter *(Ureteres)* münden bei den *Monotremen* direkt in den Sinus urogenitalis, bei den übrigen Säugern in die vor dem Darm gelegene Harnblase ein, deren Ausführungsgang, die Harnröhre *(Urethra)*, in mehr oder minder nahe Beziehung zu dem Leitungsapparate der Genitalorgane tritt und zu einem vor dem After ausmündenden *Sinus* oder *Canalis uro-*

genitalis wird. Oberhalb der Niere findet sich ein als *Nebenniere* bezeichnetes Organ.

Für die männlichen Geschlechtsorgane (Fig. 982) der meisten Säugetiere ist zunächst die Lagenveränderung der oval-rundlichen Hoden charakteristisch. Bei den *Monotremen, Elephas, Procavia, Sirenen,* einigen *Insectivoren* bleiben die Hoden in ursprünglicher Lage in der Nähe der Nieren, bei einigen *Edentaten,* den *Cetaceen* senken sie sich bis zur Beckenregion hinab; in allen anderen Fällen treten sie unter Vorstülpung des Bauchfelles in den Leistenkanal (viele Nager), häufiger noch aus diesem hervor in eine doppelte, zum Hodensack umgestaltete Hautfalte ein. Nicht selten (Nager, Fledermäuse, Insektenfresser) steigen sie jedoch nach der Brunstzeit mit Hilfe der als *Cremaster* vom schiefen Bauchmuskel gesonderten Muskelschleife durch den offenen Leistenkanal wieder in die Bauchhöhle zurück. Während der Hodensack *(Scrotum)* in der Regel hinter dem Penis liegt, hat derselbe bei den Beuteltieren vor dem männlichen Begattungsgliede seine Lage. Die aus der Urniere (Wolffscher Körper) hervorgegangenen, knäuelförmig gewundenen Ausführungsgänge der Hoden gestalten sich zum Nebenhoden und führen in die beiden Ductus deferentes, welche unter Bildung drüsenartiger Erweiterungen und Nebensäckchen (Samenbläschen) dicht nebeneinander in die Urethra einmünden. An dieser Stelle münden die Ausführungsgänge der sehr verschieden gestalteten, oft in mehrfache Drüsengruppen zerfallenen *Prostata,* weiter unten ein zweites Drüsenpaar, die *Cowper*schen *Drüsen,* in die Urethra ein. Häufig erhalten sich zwischen den Mündungen der Samenleiter Reste der im weiblichen Geschlechte zum Leitungsapparate verwendeten Müllerschen Gänge (das sog. Webersche Organ, *Uterus masculinus*), deren Teile sich in den Fällen sog. Zwitterbildung bedeutend vergrößern und in der dem weiblichen Geschlechte eigentümlichen Weise differenzieren können.

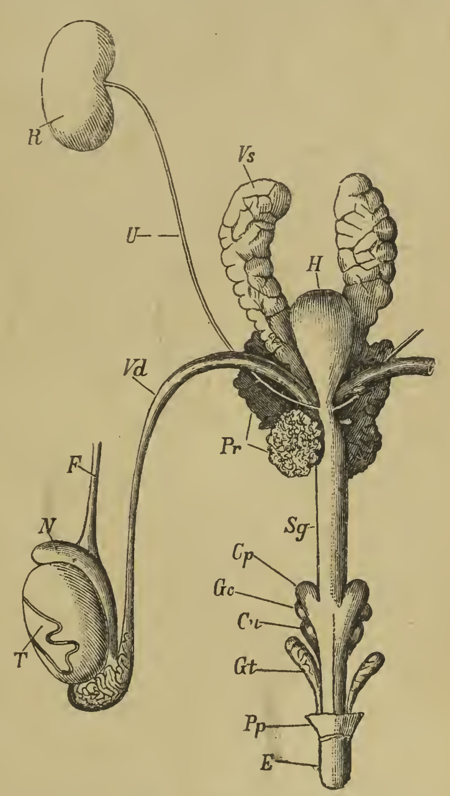


Fig. 982. Harn- und Geschlechtsorgane von *Cricetus cricetus* (nach Gegenbaur). *R* Niere, *U* Ureter, *H* Harnblase, *T* Hoden, *F* Funiculus spermaticus (Samenstrang), *N* Nebenhoden, *Vd* Ductus deferens, *Vs* Samenbläschen (Vesicula seminalis), *Pr* Prostata, *Sg* Sinus urogenitalis (Urethra), *Gc* Cowpersche Drüsen, *Gt* Tysonsche Drüsen, *Cp* Corpora cavernosa penis, *Cu* Corpus cavernosum urethrae, *E* Glans penis (Eichel), *Pp* Praeputium.

Überall schließen sich dem Ende der als Urogenitalkanal fungierenden Urethra äußere Begattungsteile an, welche stets einen schwellbaren, bei den Monotremen in einer Tasche der Kloake verborgenen *Penis* (Rute) bilden. Derselbe wird durch cavernöse Schwellkörper gestützt, und zwar durch das die Urethra umgebende *Corpus cavernosum urethrae,* sowie ein bei *Monotremen* noch nicht cavernöses *Corpus fibrosum,* bei den übrigen Säugetieren paarige *Corpora cavernosa penis,* welche von den Sitzbeinen entspringen und nur selten untereinander verschmelzen. Auch können sich knorpelige oder knöcherne Stützen, sog. Penisknochen (Raubtiere, Nager u. a.) entwickeln, besonders häufig im Innern der von dem Schwellkörper der Urethra gebildeten Eichel *(Glans),* welche nur ausnahmsweise (manche Beutler) gespalten ist, in ihrer Form sonst mannigfach wechselt und in einer an Drüsen *(Glandulae Tysonianae)* reichen Hautduplikatur (Vorhaut, *Praeputium*) zurückgezogen liegt.

Die Ovarien (Fig. 983) verhalten sich nur bei den Monotremen infolge rechtsseitiger Verkümmerung unsymmetrisch. In allen anderen Fällen sind sie beiderseits gleichmäßig entwickelt und finden sich in unmittelbarer Nähe der trichterförmig erweiterten Ostien der Leitungswege, an Falten des Peritoneums getragen, zuweilen von denselben sogar vollständig umschlossen. Der Ovidukt gliedert sich in die mit freiem Ostium beginnende Tube, welche in allen Fällen paarig bleibt, in den erweiterten, zuweilen paarigen, häufiger unpaaren Mittelabschnitt, den *Uterus,* und den mit Ausnahme der Beutler unpaaren Endabschnitt, die *Vagina* oder Scheide, welche hinter der Öffnung der Urethra in den kurzen Urogenitalsinus oder Vorhof mündet. Bei den Monotremen münden die beiden schlauchförmigen Fruchtbehälter, ohne eine Vagina zu bilden, auf papillenartigen Erhebungen in den noch mit dem Darm in eine Kloake zusammenmündenden Urogenitalsinus ein (Fig. 983 *a*). Bei den Beutlern sind Uterus und Vagina doppelt (Fig. 992). Bei den übrigen Säugern unterscheidet man nach den verschiedenen Stufen der Duplizität des Fruchtbehälters (bei einfacher Vagina) den *Uterus duplex,* mit äußerlich mehr oder minder durchgeführter Trennung und doppeltem Muttermund (Nagetiere), den *Uterus bipartitus,* mit einfachem Muttermund, aber fast vollkommener innerer Scheidewand (Schwein, manche Chiropteren), den *Uterus bicornis* (Fig. 983 *b*) mit gesonderten oberen Hälften der beiden Fruchtbehälter (Huftiere, Carnivoren, Cetaceen, Insectivoren), und endlich den *Uterus simplex* (Fig. 983 *c*) mit einfacher Höhle, aber um so kräftigeren Muskeln der Wandung (Edentata Xenarthra, Primaten). Das Vestibulum mit seinen den Cowperschen Drüsen entsprechenden *Duverney*schen (*Bartholin*schen) Drüsen grenzt sich von der Scheide durch eine Einschnürung, zuweilen auch durch eine innere Schleimhautfalte *(Hymen)* ab. Die äußeren Geschlechtsteile werden durch zwei äußere Hautwülste, die den Scrotalhälften entsprechenden großen Schamlippen, durch kleinere (übrigens nicht immer vorhandene) innere Schamlippen zu den Seiten der Geschlechtsöffnung und durch die der Rute

gleichwertige, mit Schwellgeweben und Eichel versehene *Clitoris* gebildet. Diese kann zuweilen (bei *Ateles, Alouata*) eine ansehnliche Größe erreichen und von der Urethra durchbohrt sein (Nagetiere, Maulwurf, Halbaffen). In solchen Fällen einer Clitoris perforata kommt es natürlich nicht zur Entstehung eines gemeinsamen Urogenitalsinus. Reste der Urniere und Urnierengänge erhalten sich zuweilen als sog. *Parovarium* oder *Epoophoron* und als *Gartner*sche *Gänge*. Morphologisch repräsentieren die weiblichen Genitalien eine frühere Entwicklungsstufe der männlichen, welche in den Fällen sog. Zwitterbildung durch Bildungshemmung eine mehr oder minder weibliche Gestaltung erhalten können. In der Regel werden beide Ge-

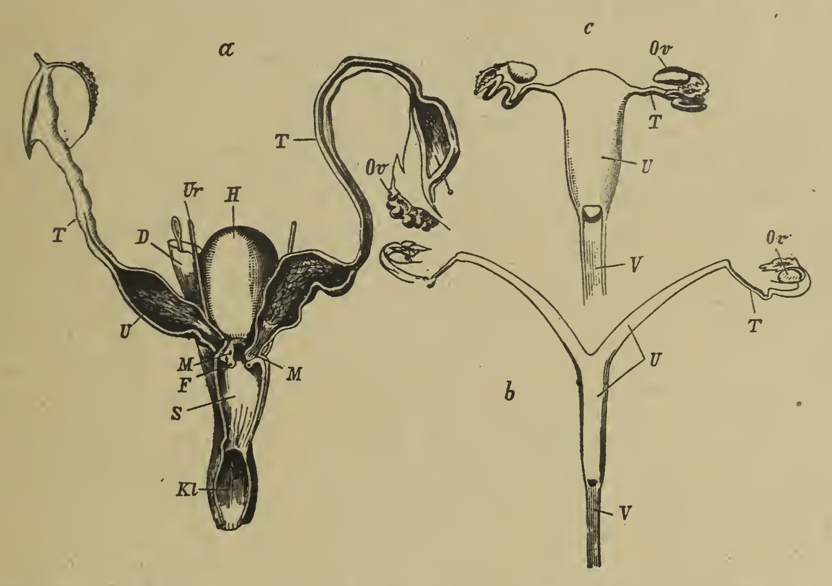


Fig. 983. Weibliche Geschlechtsorgane, *a* von *Ornithorhynchus* (nach Owen), *b* von *Genetta (Viverra) genetta*, *c* von *Macacus nemestrinus*.

Ov Ovarium, *T* Ovidnct (Tube), *U* Uterus, *V* Vagina, *H* Harnblase, *Ur* Ureter, *M* Mündung des Uterus, *F* Einmündung des Ureter, *S* Sinus urogenitalis, *Kl* Kloake, *D* Darm, dessen Einmündung in die Kloake durch eine eingeführte Sonde bezeichnet ist.

schlechter an der verschiedenen Form der äußeren Genitalien leicht unterschieden. Häufig prägt sich in der gesamten Erscheinung ein Dimorphismus aus, indem das größere Männchen eine abweichende Haarbekleidung trägt, zu einer lauteren Stimme befähigt ist und durch den Besitz starker Zähne oder besonderer Waffen (Geweihe) ausgezeichnet erscheint. Dagegen bleiben die Milchdrüsen und Zitzen im männlichen Geschlechte rudimentär.

Die Zeit der Fortpflanzung (Brunst) fällt meist in das Frühjahr, selten gegen Ende des Sommers (Wiederkäuer) oder selbst in den Winter (Wildschwein, Raubtiere). Eine unabhängig von der Begattung eintretende Erscheinung, von welcher die Brunst im weiblichen Geschlechte begleitet wird, ist der Austritt eines oder mehrerer Eier aus den Follikeln des Ovariums

(Graafschen Follikeln), in denen sie sich entwickeln, in die Tuben. Die Eier, durch C. E. v. Baer entdeckt, sind klein, in der Regel dotterarm und von einer hellen Membran *(Zona pellucida)* umgeben (Fig. 174), um die gewöhnlich eine Eiweißhülle abgelagert ist. Die Befruchtung der Eier scheint überall im Eileiter zu erfolgen. Bei den *Monotremen* wird das dotterreiche Ei im Oviduct von einer pergamentartigen Schale umgeben und bei *Ornithorhynchus* abgelegt, bei *Tachyglossus (Echidna)* gelangt es in den Beutel. Alle übrigen Säuger *(Marsupialia, Monodelphia)* sind vivipar und die Entwicklung des Embryos erfolgt im mütterlichen Körper. Die Furchung ist meist aequal; die sich rasch vergrößernde Keimblase legt sich zunächst mittels der *Zona pellucida* (auch *Prochorion* genannt), später nach Bildung des Amnions mittels der Serosa der Uteruswand an. Bei den *Marsupialien* bleibt gleichwie bei *Monotremen* die Serosa glatt und die später auftretende Allantois klein. Dagegen ist der Dottersack groß und legt sich an die Se-

Fig. 984. Schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen eines Säugetieres (nach Kölliker). *a* Ei mit erster Embryonalanlage; *b* am Embryo Dottersack und Amnion in Bildung begriffen; *c* Embryo mit sich schließendem Amnion und hervorsprossender Allantois; *d* Entwicklungsstadium mit zottentragender seröser Hülle, Embryo mit Mund und Afteröffnung; *e* Stadium, bei dem die Gefäßschichte der Allantois sich rings an die seröse Hülle angelegt hat und in die Zotten derselben hineingewachsen ist, Dottersack verkümmert, Amnionhöhle im Zunehmen begriffen. *D* Zona pellucida, *D'* ihre Zöttchen, *Sh* seröse Hülle (Chorion), *Sz* Zotten derselben, *Ch* secundäres Chorion, *Chz* Chorionzotten, *Am* Amnion, *Ah* Amnionhöhle, *E* Embryonalanlage (Embryo), *A* dieser angehörende Verdikkung des äußeren Blattes, *M* des mittleren Blattes, *J* inneres Blatt, *Ds* Höhle der Keimanlage (Cystocoel C. Rabl), später Höhle des Dottersackes (Nabelblase), *Dh* Darmhöhle, *Dg* Dottergang, *Al* Allantois.

rosa; er besorgt die Ernährung und Atmung des Embryos durch Vermittlung seiner Gefäße, der *Vasa omphalomesenterica.*

Bei den *Monodelphia* (Fig. 984) entwickelt die Serosa Zotten und wird dann auch Zottenhaut *(Chorion)* genannt. Zugleich verbindet sich der periphere Teil der hier größeren Allantois mit dem Chorion und wächst mit seinen Gefäßen in die Chorionzotten hinein; das Chorion ist so zum sekundären Chorion *(Allantochorion)* geworden. Damit wird nicht bloß die Verbindung zwischen mütterlichem Uterus und Embryo inniger, sondern auch eine verhältnismäßig große Fläche fötaler Gefäßverzweigungen entwickelt, deren Blut mit dem Blute der Uteruswand in engen endosmotischen Verkehr tritt. Die Allantois gewinnt damit die Bedeutung eines Atmungs- und Ernährungsorganes für den Embryo, wofür auch bei Marsupialien Analoga bestehen. Der Dottersack bleibt bei den Monodelphia klein, als sog. Nabelblase *(Vesicula umbilicalis).*

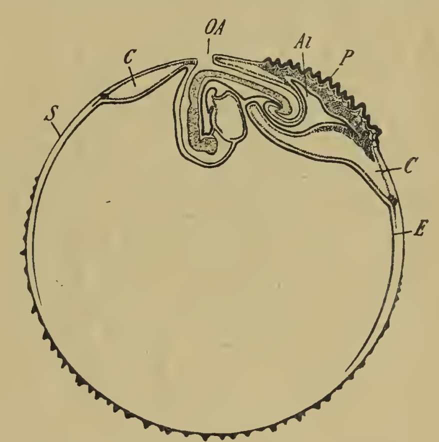


Fig. 985. Längsschnitt durch ein Embryonalstadium des Kaninchens vor Schluß des Amnions (nach Ed. van Beneden und Julin).

OA Amnionöffnung, *Al* Allantois, *S* seröse Hülle (Chorion), *P* Placentaanlage. *C* extraembryonales Coelom, *E* Entoderm des Dottersackes.

Im einfachsten Falle ist das Chorion mit der Allantois im ganzen Umfange in Verbindung und bildet überall Zotten (Fig. 984 *e*), die sich der Uterusschleimhaut genau anlegen. Dieses mit zahlreichen zerstreuten Zotten besetzte *Allantochorion* wird auch *Placenta diffusa* genannt und findet sich bei den Perissodactylen, Suiden und Hippopotamiden, den Tylopoden, Sirenen und Cetaceen. In allen übrigen Fällen sind die Zotten nur an bestimmten Stellen, jedoch um so mächtiger als Zottenbüschel entwickelt, denen entsprechend die Uterusschleimhaut gewuchert erscheint, wodurch es zur Bildung eines Mutterkuchens *(Placenta)* kommt (Fig. 985). Bei den Wiederkäuern mit Ausnahme der Tylopoden und vielleicht der Traguliden kommen am ganzen Chorion zahlreiche kleine Placenten *(Cotyledonen)* zur Ausbildung (Fig. 1020). In letzterem Falle sowie bei der sog. Placenta diffusa bleiben die Zotten des Chorions mit der Uterinwand in loser Verbindung und lösen sich bei der Geburt aus derselben heraus. Bei allen anderen Säugetieren verwachsen Chorionzotten und Uterinschleimhaut inniger, so daß bei der Geburt eine Schichte der Uterusschleimhaut als sog. *Decidua* mit abgelöst und zugleich mit dem fötalen Teile der Placenta als Nachgeburt ausgestoßen wird; stets bleiben die Chorionzotten dann auf eine Stelle beschränkt. Eine solche sog. Vollplacenta ist entweder ringförmig *(Placenta zonaria* der Carnivoren) oder scheibenförmig *(Pl. discoidea),* wie bei

den Edentata Xenarthra, den Insectivoren, Chiropteren, Nagern, Affen (Fig. 985).

Je nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer Placenta und Decidua hat man die Säugetiere auch in *Placentalia* und *Aplacentalia*, erstere wieder in *Deciduata* und *Adeciduata* eingeteilt.

Mit Rücksicht auf die Bedeutung der Placenta als Atmungsorgan und der Funktionslosigkeit der Lungen gestaltet sich auch der fötale Kreislauf anders als nach der Geburt (Fig. 986). Vom Herzen wird das Blut in die Aorta descendens getrieben, welche zwei große Gefäße für die Placenta *(Arteriae umbilicales)* abgibt. Das aus der Placenta durch eine Vene *(V. umbilicalis)* zurückkehrende Blut geht der Hauptmasse nach durch einen die Leber durchsetzenden Verbindungsgang *(Ductus venosus Arantii)* in die untere Hohlvene und aus dieser zum Teil in den rechten, zum größten Teil jedoch infolge einer besonderen Klappeneinrichtung sogleich in den linken Vorhof durch eine Öffnung der Vorhofsscheidewand *(Foramen ovale)*. Das Blut, welches in die rechte Kammer gelangt, kehrt mit Ausnahme eines kleinen Teiles für die Lungen durch einen Verbindungsgang *(Ductus arteriosus Botalli)* der Arteria pulmonalis mit der Aorta direkt in den Körperkreislauf zurück. Es führen somit alle arteriellen Gefäße gemischtes Blut.

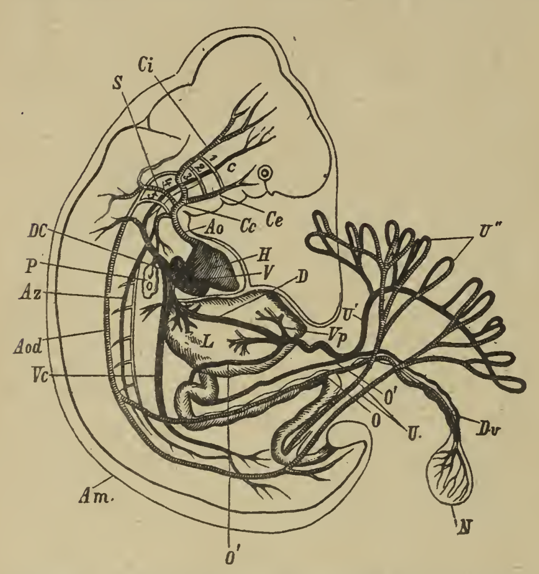


Fig. 986. Anordnung der Hauptgefäße im menschlichen Fötus, schematisch (nach Ecker u. Huxley). *H* Herzkammer, *V* Vorhof, *Ao* Aortenstamm, *Cc* Carotis communis, *Ce* C. externa, *Ci* C. interna, *S* Arteria subclavia, *1, 2, 3, 4, 5* die Aortenbögen, der bleibende linke nicht sichtbar, *Aod* Aorta descendens, *O* Arteria omphalomesenterica, *O'* Vena omphalomesenterica, *U* Arteriae umbilicales mit den placentaren Verzweigungen (*U''*), *U'* Vena umbilicalis, *Vp* Pfortader (Vena portae), *Vc* Vena cava inferior, *C* vordere Cardinalvene, *D* Ductus venosus Arantii, *DC* Ductus Cuvieri, *Az* Vena azygos, *P* Lunge, *L* Leber, *N* Nabelblase, *Dv* Dottergang (Ductus omphalomesentericus), *Am* Amnion.

Die Dauer der Trächtigkeit richtet sich nach der Körpergröße und Entwicklungsstufe, in welcher die Jungen zur Welt kommen. Am längsten währt dieselbe bei den großen Land- und kolossalen Wasserbewohnern (Huftiere, Cetaceen), welche unter günstigen Verhältnissen des Nahrungserwerbes und geringen Bewegungsausgaben leben. Die Jungen dieser Tiere erscheinen bei der Geburt in ihrer körperlichen Ausbildung so weit vorgeschritten, daß sie alsbald der Mutter zu folgen imstande sind. Relativ geringer ist die Tragzeit bei den Carnivoren, deren Junge nackt und mit

geschlossenen Augen geboren werden und längere Zeit noch hilflos der mütterlichen Pflege bedürfen. Am kürzesten aber währt dieselbe bei den Beutlern, deren frühzeitig geborene Junge in eine von Hautfalten gebildete Tasche der Inguinalgegend gelangen, sich hier an die Zitzen der Milchdrüsen festhängen und wie in einem zweiten Fruchtbehälter ausgetragen werden, in welchem das Sekret der Milchdrüsen die Ernährung sehr frühzeitig übernimmt. Die Zahl der geborenen Jungen wechselt ebenfalls überaus mannigfach in den verschiedenen Gattungen. Die großen Säugetiere, welche länger als 6 Monate tragen, gebären in der Regel nur 1, seltener 2 Junge, bei den kleineren aber und einigen Haustieren (Schwein) steigert sich dieselbe beträchtlich, so daß 12 bis 16, ja selbst 20 Junge mit einem Wurfe zur Welt kommen können. Meist deutet die Zitzenzahl des Muttertieres auf die Zahl der Nachkommen hin, welche nach der Geburt längere oder kürzere Zeit hindurch an den Zitzen der Milchdrüsen aufgesäugt (bei den *Monotremen* durch das Sekret der Mammardrüsen ernährt) werden.

Manche Säugetiere leben einsiedlerisch und nur zur Zeit der Brunst paarweise vereinigt; es sind das vornehmlich solche Raubtiere, welche auf einem bestimmten Jagdreviere, wie der Maulwurf, in unterirdischen Gängen, ihren Lebensunterhalt erjagen. Andere leben in Gesellschaften, in welchen häufig die ältesten und stärksten Männchen die Sorge des Schutzes und der Führung übernehmen. Die meisten gehen am Tage auf Nahrungserwerb aus. Einige, wie die Fledermäuse, kommen in der Dämmerung und Nacht aus ihren Schlupfwinkeln zum Vorschein, auch die meisten Raubtiere und zahlreiche Huftiere schlafen am Tage. Einige Nager, Insektenfresser und Raubtiere verfallen während der kalten, nahrungsarmen Jahreszeit in ihren oft sorgfältig geschützten Schlupfwinkeln in ausgepolsterten Erdbauten in einen unterbrochenen (Bär, Dachs, Fledermäuse) oder andauernden (Siebenschläfer, Haselmaus, Igel, Murmeltier) Winterschlaf und zehren während dieser Zeit bei gesunkener Körperwärme, schwacher Respiration und verlangsamtem Kreislauf von den während der Herbstzeit aufgespeicherten Fettmassen. Wanderungen sind bekannt von den Rentieren, südafrikanischen Antilopen und dem nordamerikanischen Büffel, von Seehunden, Walen und Fledermäusen, insbesondere aber von dem Lemming, der in ungeheuren Scharen von den nordischen Gebirgen aus nach Süden in die Ebene wandert und sich in der Richtung seiner Reise durch keinerlei Hindernisse zurückhalten läßt, selbst Flüsse und Meeresarme durchsetzt. Bei vielen Säugetieren erleidet die Behaarung entsprechend dem Wechsel der Jahreszeiten einen periodischen ausgiebigen Wechsel, so daß ein dunklerer kürzerer Sommerpelz und dichterer längerer, heller oder weißer Winterpelz unterschieden werden kann.

Die geistigen Fähigkeiten erheben sich zu einer höheren Entwicklung als in irgendeiner anderen Tierklasse. Das Säugetier besitzt Unterscheidungsvermögen und Gedächtnis, zeigt Neigung und Liebe zu seinem Wohltäter, Abneigung, Haß und Zorn gegen seinen Feind; in seinem

Wesen prägt sich ein bestimmter Charakter aus. Auch sind die Geisteskräfte des Säugetieres einer Steigerung und Vervollkommnung fähig. Die Fähigkeit zur Erziehung und Abrichtung, welche einzelne Säugetiere vor anderen in hohem Grade kundgeben, haben diese zu bevorzugten Haustieren, zu unentbehrlichen, für die Kulturentwicklung des Menschen höchst bedeutungsvollen Arbeitern und Genossen des Menschen gemacht (Pferd, Hund). Immerhin aber bleibt dem Instinkt im Leben des Säugetieres ein weites Terrain.

Zahlreiche Säugetiere zeigen Kunsttriebe, die sie zur Anlage von geräumigen Gängen und kunstvollen Bauten über und in der Erde befähigen, von Wohnungen, die nicht nur als Schlupfwinkel zum Aufenthalte während der Ruhe, sondern auch als Bruträume dienen. Fast sämtliche Säugetiere bauen für ihre Brut besondere, oft mit weichen Stoffen überkleidete Lager, einige sogar wahre Nester, ähnlich denen der Vögel, aus Gras und Halmen über der Erde. Zahlreiche Bewohner von Gängen und Höhlungen der Erde tragen Wintervorräte ein, von denen sie während der sterilen Jahreszeit, zuweilen nur im Herbste und Frühjahr (Winterschläfer) zehren.

Was die geographische Verbreitung der Säugetiere anbetrifft, so finden sich einzelne Ordnungen, wie die Fledermäuse und Nager, in allen Weltteilen vertreten. Von den Cetaceen und Pinnipedien gehören die meisten Arten den Polargegenden an. Ausschließlich aus Beuteltieren — von einigen Nagern und Fledermäusen abgesehen — besteht die Fauna Australiens.

Die ältesten fossilen Reste von Säugetieren finden sich in der oberen Trias und im Jura (Stonesfielder Schiefer, Unterkiefer) und gehören den ausgestorbenen *Multituberculata (Allotheria)* an, andere weisen auf insektivore Beuteltiere und insektivore Monodelphia hin. Erst in der Tertiärzeit tritt die Säugetierfauna in reicher Ausbreitung auf.

I. Unterklasse. **Monotremata (Ornithodelphia, Prototheria), Kloakentiere.**[1]

Aplacentale Säugetiere mit reptilienähnlicher Gestaltung des Schultergürtels (Os coracoideum), mit Beutelknochen, zuweilen mit Beutel, mit persistierender Kloake, eierlegend.

Unter allen rezenten Säugetieren zeichnen sich die Monotremen durch eine Anzahl ursprünglicher, an niedere Wirbeltiere anschließender Charak-

[1]) O. Thomas, Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the Brit. Museum. London 1888. B. Owen, Article „Monotremata" in Todds Cyclopaedia of Anatomy III. 1843. C. Gegenbaur, Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886. E. B. Poulton, The true teeth and horny plates of Ornithorhynchus. Quart. Journ. micr. sc. XXIX. 1889. R. Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien u. dem Malayischen Archipel etc. II. u. III. Bd. Monotremen und Marsupialien. Jena 1894—1908. J. T. Wilson and J. P. Hill, Observations on the Development of Ornithorhynchus. Philos Transact. London 1908. Vgl. ferner die Schriften von Mivart, Sixta, Smith, Lydekker u. a.

tere aus. Zu diesem Schlusse berechtigt das Vorhandensein eines an das Brustbein angefügten Os coracoideum, welches bei allen übrigen Säugern auf einen Fortsatz am Schulterbein reduziert ist. Auch kann in diesem Sinne das Vorhandensein von zwei dem Schambeine angefügten Knochen verwertet werden, welche als Beutelknochen bei den Marsupialien wiederkehren. Eine wichtige Eigentümlichkeit ist das Vorhandensein einer Kloake, indem wie bei den Reptilien das erweiterte Ende des Mastdarms die Mündungen der Geschlechts- und Harnwege aufnimmt (Fig. 983 *a*).

Zweifelsohne entspricht der Mangel der Bezahnung und die schnabelförmige Gestalt der Kiefer, welche von Horn bedeckt sind und beim Schnabeltiere breite Hornplatten an Stelle der Zähne tragen, einem sekundären Verhältnis, da wir für die ältesten Vorfahren der Säugetiere ein reich bezahntes Gebiß vorauszusetzen haben. In der Tat haben neuere Untersuchungen nachgewiesen, daß die Schnabeltiere im jugendlichen Alter Dentinzähne besitzen, welche ausfallen; diese Zähne (2 oben, 3 unten) sind ganz ähnlich gestaltet wie die der mesozoischen *Multituberculata.* Auch die einfache Gestaltung der inneren Organe bekundet die niedere Entwicklungsstufe. Am Gehirn fehlt der Balken (Corpus callosum). Die Hoden bewahren ihre ursprüngliche Lage vor den Nieren. Der kurze, von einem Corpus fibrosum und einem Corpus cavernosum urethrae gestützte Penis liegt in einer in die Kloake einmündenden Tasche und nimmt durch eine an seiner Wurzel befindliche Öffnung das Sperma aus dem Sinus urogenitalis auf, während der Harn durch die Kloake abfließt. Das rechtsseitige Ovarium ist verkümmert, das linke traubig gestaltet. Die geschlängelten Oviducte erweitern sich in ihrem unteren Abschnitte zu einem muskulösen Eierbehälter und münden getrennt in den Sinus urogenitalis ein (Fig. 983 *a*). Es sind Mammardrüsen vorhanden, die dem Ursprunge nach von den Milchdrüsen der übrigen Säugetiere verschieden zu sein scheinen. Die zahlreichen Drüsenschläuche, welche aus tubulösen, den Schweißdrüsen ähnlichen, mit Haarbälgen verbundenen Drüsen der Haut entstanden sind, münden auf einem kreisförmig umwallten Hautfeld, wie es in ähnlicher Weise bei den übrigen Säugetieren der Zitzenbildung vorausgeht. Die Monotremen besitzen eine Schenkeldrüse, die an einem durchbohrten Sporn des Tarsus ausmündet; beim Weibchen bleibt sie rudimentär; wahrscheinlich liegt ein bei der Begattung als Reizmittel fungierendes Organ vor. Schließlich möge die unvollkommene Homoeothermie der Monotremen angeführt werden. Haacke und Caldwell haben nachgewiesen, daß ein weichhäutiges Ei, welches dem Reptilienei ähnlich ist, abgelegt wird. Das Schnabeltier soll zwei Eier in eine Erdhöhle ablegen und in einer Art Nest ausbrüten, der

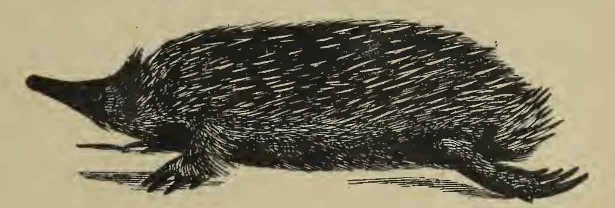


Fig. 987. *Tachyglossus (Echidna) aculeatus.* $^1/_{4\cdot5}$

Ameisenigel dagegen legt jedesmal nur ein Ei, das in einem am Bauche sich entwickelnden Beutel gebracht und hier ausgebrütet wird. Die Kloakentiere finden sich nur in Australien, Tasmanien und Neu-Guinea und gehören einer einzigen Ordnung an.

Fam. *Tachyglossidae.* Die äußere Körperform der Ameisenigel erinnert an die Ameisenfresser unter den Edentaten und die Igel. Sie besitzen ein dichtes Stachelkleid und eine röhrenartig verlängerte Schnauze mit enger Mundspalte und wurmförmig vorstreckbarer Zunge; Zähne fehlen. Die kurzen fünfzehigen Beine enden mit kräftigen Scharrkrallen. Die Eier werden in einem Beutel ausgebrütet. *Tachyglossus (Echidna) aculeatus* Shaw, Ameisenigel. Australien, Neuguinea, Tasmanien (Fig. 987). *Zaglossus (Proechidna) bruijnii* Pet. et Dor. Nordwest-Neuguinea.



Fig. 988. *Ornithorhynchus anatinus.* 1/5·5

Fam. *Ornithorhynchidae.* In der äußeren Körperform und Lebensweise kombiniert das Schnabeltier, vom Entenschnabel abgesehen, Fischotter und Maulwurf, wie ja auch die Bezeichnung als Wassermaulwurf von den Ansiedlern Neuhollands treffend gewählt worden ist. Das Schnabeltier trägt einen dichten weichen Haarpelz als Bekleidung des flachgedrückten Leibes und besitzt einen platten Ruderschwanz. Die Kiefer sind nach Art eines Entenschnabels zum Gründeln im Schlamme eingerichtet, aber jederseits mit zwei Hornplatten bewaffnet und von einer hornigen Haut umgeben, welche sich an der Schnabelbasis schildartig erhebt. Die Beine sind kurz, ihre fünfzehigen Füße enden mit starken Krallen, sind aber zugleich mit Schwimmhäuten versehen. *Ornithorhynchus anatinus* Shaw (*paradoxus* Blbch.), Schnabeltier. In Flüssen von Tasmanien und Südaustralien (Fig. 988).

II. Unterklasse. **Marsupialia (Didelphia), Beuteltiere.**[1]

Aplacentale, vivipare Säugetiere mit zwei Beutelknochen, beim Weibchen in der Regel mit einem von diesen gestützten, die Zitzen umfassenden

---

[1]) R. Owen, Article „Marsupialia“ in Todd's Cyclopaedia of Anatomy. III. 1842. G. R. Waterhouse, A natural history of the Mammalia. V. Marsupialia. London 1846. E. Selenka, Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. IV. Das Opossum. Wiesbaden 1886—1887. O. Thomas, Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the Brit. Museum. London 1888. H. Winge, Jordfundne og nulevende Pungdyr (Marsupialia). E Museo Lundi. 1893. R. Lydekker, Handbook to the Marsupialia and Monotremata. London 1894. L. Dollo, Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? Miscell. biolog. déd. au Prof. Giard. Paris 1899. A. Bensley, On the evolution of the Australian Marsupialia with Remarks on the Relationship of the Marsupials in General. Transact. Linn. Soc. London 1903. R. Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. II. u. III. Bd. Monotremen und Marsupialier. Jena 1894—1908. A. J. P. van den Broek, Untersuchungen über die weiblichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Petrus Camper. Deel 3. 1915. Untersuchungen über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Morph. Jahrb. XLI. 1910. Vgl. ferner die Abhandlungen von Gould, Broom, Carlsson, Hill, Röse, Woodward, Caldwell, Eggeling u. a.

Beutel, mit verschieden, meist reich bezahnten Kiefern und auf einen (hintersten) Prämolar beschränktem Zahnwechsel.

Die Haut der Marsupialier ist gut und meist weich behaart, der Schwanz häufig beschuppt. In der äußeren Erscheinung, in der Art der Ernährung und Lebensweise weichen die Beutler beträchtlich von einander ab und wiederholen im allgemeinen unter allerdings bedeutender Modifikation die wesentlichen Typen der monodelphen Säugetiere; viele sind Pflanzenfresser, andere sind omnivor, andere leben als echte Raubtiere von Insekten, Vögeln und Säugetieren. Die Wombats repräsentieren die Nagetiere, die flüchtigen, in gewaltigen Sätzen springenden Kängurus entsprechen den Wiederkäuern und vertreten gewissermaßen in Australien das fehlende Wild, die Flugbeutler *(Petaurus)* gleichen den Flughörnchen, die kletternden Phalangisten *(Phalanger)* erinnern in Körperform und Lebensweise an die Fuchsaffen, andere, wie die *Perameliden,* an die Makrosceliden unter den Insektivoren. Auch maulwurfähnliche Beutler *(Notoryctes)* sind bekannt geworden. Die Raubbeutler schließen sich in der Bildung des Gebisses ebensowohl den Carnivoren als den Insektenfressern an.

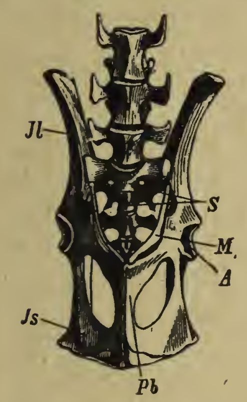


Fig. 989. Das Becken mit dem angrenzenden Teile der Wirbelsäule von *Macropus.*

A Acetabulum (Hüftgelenkspfanne), *Js* Os ischii, *Jl* Os ilium, *M* Beutelknochen (Ossa marsupialia), *Pb* Os pubis, *S* die beiden Sacralwirbel.



Fig. 990. Skelet des rechten Fußes von *Macropus* (nach Flower und Lydekker).

IV, V, 4. u. 5. Zehe, erstere die stärkste. *Ca* Calcaneus, *A* Talus oder Astragalus, *Cb* Cuboideum, *N* Naviculare, *C* Cuneiforme.

Am Skelet ist die geringe Entwicklung der Schädelhöhle und die starke Einwärtsbiegung des Processus angularis am Unterkiefer hervorzuheben. Die Augenhöhle ist hinten offen (Fig. 993). Ein Hauptcharakter der Beutler liegt in dem Besitze zweier (bei *Thylacinus* rudimentärer) Beutelknochen (Fig. 989) und beim Weibchen eines an der Bauchseite von zwei Hautfalten gebildeten Beutels *(Marsupium),* welcher die auf in der Regel 4—2 Zitzen befindlichen Öffnungen der Milchdrüsen umschließt und die hilflosen Jungen nach der Geburt aufnimmt. Doch können die Zitzen auch in großer Zahl längs der ganzen Bauchseite auftreten; dann fehlt der Beutel (gewisse *Didelphyiden*).

Am Endteile der hinteren Extremität vollzieht sich eine Reduktion der Zehen, jedoch in ganz anderer Weise als bei den Monodelphia, indem dieselbe von innen nach außen erfolgt. Wo, wie bei den Kängurus, ähnlich wie bei den Huftieren nur zwei Zehen als Hauptstützen der Hinterextremität Verwendung finden, sind es daher die beiden äußeren, während die drei

inneren verkümmern (Fig. 990). Im allgemeinen herrscht die ursprüngliche Fünfzahl der nägel- oder krallentragenden Zehen vor. Mit Ausnahme der *Didelphyiden* und *Dasyuriden* und einiger anderer sind die verkleinerten 2. und 3. Zehe bis zur Endphalange durch die Haut innig verbunden (Syndaktylie) (Fig. 991). Die große 1. Zehe (Hallux) ist, wenn wohl entwickelt, stets opponierbar und entbehrt des Nagels.



Fig. 991. Planta des rechten Fußes von *Perameles obesula* (nach Thomas aus Dollo).

I Große Zehe, rudimentär, *II, III* die 2. und 3. Zehe reduziert, in Syndaktylie.

Die Kiefer sind reich und mannigfach bezahnt. Der Zahnwechsel ist auf den hintersten Prämolar reduziert, so daß das bleibende Gebiß der Marsupialier bis auf den einen Prämolar dem Milchgebisse der Monodelphia entspricht. Bei *Phascolomys* fällt auch der Wechsel dieses einen Zahnes hinweg; sämtliche Zähne sind hier wurzellos.

Am Gehirn bleiben die Großhirnhemisphären klein und das Corpus callosum fehlt.

Die Ausführungsgänge der Harn- und Geschlechtsorgane bleiben auf einer niederen Stufe. Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus zwei häufig traubigen Ovarien, deren Eileiter sich in zwei vollkommen getrennte Fruchtbehälter fortsetzen, welchen die eigentümlich gestaltete, ebenfalls doppelte Scheide folgt (Fig. 992 *a*). Die beiden Scheiden bilden da, wo sie die Mündungen der Fruchtbehälter aufnehmen, einen gemeinsamen Abschnitt, der meist einen langen, in der Regel durch eine Scheidewand geteilten Blindsack, welcher oft in direkter Kommunikation mit dem Sinus urogenitalis steht, abgibt; von diesem Teil entspringen die Scheidenkanäle als zwei henkelartig abstehende Röhren und münden in den Canalis urogenitalis ein. Da die äußere Öffnung des letzteren mit dem After ziemlich zusammenfällt, kann man auch den Beutlern eine Art Kloake zuschreiben. Im männlichen Geschlecht ist die Rute zuweilen gespalten (Fig. 992 *b*). Das Scrotum liegt vor dem Penis.

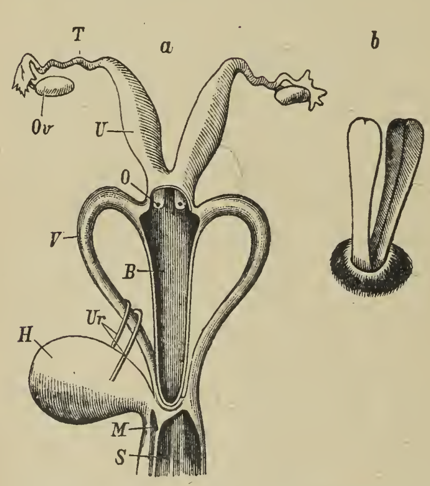


Fig. 992. *a* Weibliche Geschlechtsorgane von *Halmaturus* (nach Gegenbaur).

O äußerer Muttermund, *Ov* Ovarium, *T* Ovidukt, *U* Uterus, *V* Vagina, *B* Scheidenblindsack, *Ur* Ureteren, *H* Harnblase, *M* ihre Mündung in den Sinus urogenitalis *(S)*.

b Gespaltener Penis von *Didelphys philander* (nach Otto aus Gegenbaur).

In der Entwicklung fehlt in der Regel eine Placenta, die nur bei *Perameles* auftritt. Die Geburt tritt früh ein; das Riesenkänguru trägt nicht länger

als 39 Tage und gebiert einen blinden nackten Embryo von etwa Nußgröße mit kaum sichtbaren Extremitäten, welcher vom Muttertier in den Beutel gebracht wird, sich an einer der Zitzen mittels seines Saugmundes festhängt und acht bis neun Monate in dem Beutel verbleibt. Jene Formen, die keinen Beutel besitzen, tragen ihre Jungen sehr frühzeitig auf dem Rücken mit sich.

Die meisten Beutler bewohnen Australien, viele auch die Inseln der Südsee und die Molukken, die *Didelphyiden* mit der reichsten Bezahnung Südamerika. Fossile Reste finden sich zuerst in der Trias.

1. Ordnung. **Polyprotodontia.**

Fleischfressende oder omnivore Beutler mit vollständigem Gebiß. Im Oberkiefer jederseits 5—3, im Unterkiefer 4—3 kleine Schneidezähne. Eckzähne wohl entwickelt, Backenzähne, mit scharfen Spitzen.

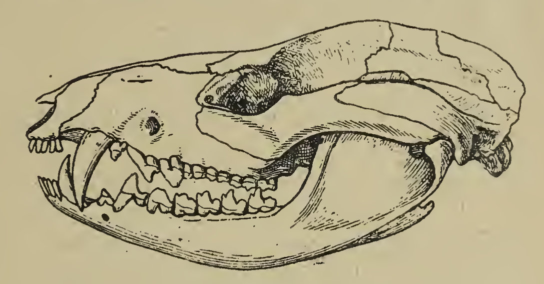


Fig. 993. Schädel von *Didelphys virginiana* (Original).

Fam. *Didelphyidae,* Beutelratten. Mit beschupptem Wickelschwanz und fünf freien Zehen an den Hintergliedmaßen. Beutel meist aus zwei Falten bestehend oder fehlend. Gebiß: $\frac{5}{4}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{4}{4}$ (Fig. 993). Klettern vortrefflich. Sind die ursprünglichsten der re-



Fig. 994. *Thylacinus cynocephalus* (aus Brehm). $^1/_{12}$

zenten Beutler. *Didelphys virginiana* Kerr, Opossum. Nordamerika. *D. (Marmosa) murina* L. (*dorsigera* L.), Aeneasratte. *Chironectes minimus* Zimm. Mit Schwimmhaut zwischen den Zehen. Zentral- und Südamerika.

Fam. *Dasyuridae.* Schwanz kein Wickelschwanz. An den Hintergliedmaßen keine Syndaktylie, Hallux klein oder fehlend. Zahl der Schneidezähne bloß $\frac{4}{3}$. Zeigen

den Habitus von Raubtieren und Insectivoren und sind teilweise Klettertiere, teilweise Springer und Läufer. *Thylacinus cynocephalus* Harr., Beutelwolf. Gebiß: $\frac{4}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{4}{4}$. Größter Raubbeutler. Tasmanien. Im Aussterben (Fig. 994). *Dasyurus viverrinus* Shaw, Beutelmarder. Gebiß: $\frac{4}{3}\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{4}{4}$. Südaustralien, Tasmanien. *Phascologale penicillata* Shaw, Beutelbilch. Australien. *Myrmecobius fasciatus* Wtrh., Ameisenbeutler. Mit reichstem rezenten Säugergebiß: $\frac{4}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{5}{6}$. Beutel fehlt. Süd- und Westaustralien.

Fam. *Notoryctidae.* Maulwurfähnlich, mit kurzen kräftigen Extremitäten, die vorderen mit Scharrkrallen. 2. und 3. Zehe nicht syndaktyl. Hallux mit Nagel. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{4}{4}$. *Notoryctes typhlops* Stirl., Beutelwurf. Südaustralien.

Fam. *Peramelidae,* Beuteldachse. Mit Grabhänden, an denen der Daumen und der fünfte Finger verkümmert sind. Hinterfüße stark, ähnlich jenen der Kängurus. 2. und 3. Zehe verkümmert, syndaktyl, die 4. sehr groß, Hallux rudimentär oder fehlend (Fig. 991). Gebiß: $\frac{4-5}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{4}{4}$. Erinnern an die Makrosceliden Afrikas. *Perameles obesula* Shaw, Bandikut. Australien, Tasmanien. *Choeropus castanotis* Gray. Australien.

2. Ordnung. **Diprotodontia.**

Pflanzenfressende Beutler mit reduziertem Gebiß. Im Oberkiefer jederseits 3—1, im Unterkiefer ein großer nach vorn gerichteter Schneidezahn. Eckzähne fehlend oder schwach. Backenzähne vierhöckerig oder zweijochig. Praemolar zuweilen schneidend. 2. und 3. Zehe in der Regel syndaktyl.

Fam. *Caenolestidae.* Schließen sich im Gebiß mit $\frac{4}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{4}{4}$ den Polyprotodonten an, doch sind die vorderen Schneidezähne wie bei Diprotodonten entwickelt. 2. und 3. Zehe nicht syndaktyl. Beutel rudimentär. *Caenolestes fuliginosus* Tom. Zentralamerika.

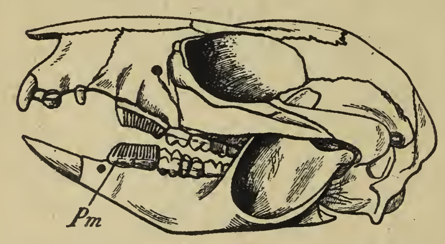


Fig. 995. Schädel von *Bettongia lesueuri* (nach Flower und Lydekker).
Pm Praemolar mit kompresser geriefter Krone.

Fam. *Phascolomyidae.* Von plumper Körperform, mit rudimentärem Schwanz, Beine kurz und gedrungen, 2. und 3. Zehe nicht syndaktyl. Gebiß: $\frac{1}{1}\frac{0}{0}\frac{1}{1}\frac{4}{4}$, ähnlich wie bei Nagern ausgebildet; alle Zähne wurzellos. *Phascolomys ursinus* Shaw, Wombat. Tasmanien.



Fig. 996. *Trichosurus vulpecula.* $^1/_6$

Fam. *Phalangeridae.* Meist von schlanker Körperform, in der Regel mit langem Schwanz, der oft Greifschwanz ist. 2. und 3. Zehe syndaktyl. Hallux ohne Nagel und opponierbar. Sind arboricol. *Phalanger (Phalangista) orientalis* Pall., Kuskus. Gebiß: $\frac{3}{2}\frac{1}{0}\frac{3}{3}\frac{4}{4}$. Timor, Amboina und benachbarte Inseln. *Trichosurus vulpecula* Kerr, Fuchskusu. Australien (Fig. 996). *Petaurus sciureus* Shaw., Beutelflugeichhörnchen. Mit Flughaut zwischen Vorder- und Hinterbeinen. Ostaustralien. *Tarsipes spencerae* Gray (*rostratus* Gerv. et Verr.), Westaustralien. *Phascolarctus cinereus* Gldf. Beutelbär, Koala. Gebiß: $\frac{3}{1}\frac{1}{0}\frac{1}{1}\frac{4}{4}$. Körper plump, Schwanz rudimentär. Ostaustralien.

Fam. *Macropodidae,* Kängurus. Mit kleinem Kopf, schwachen Vorderbeinen und sehr kräftigen, zum Sprunge dienenden Hinterbeinen. Schwanz lang, meist als Stemmschwanz entwickelt und an der Wurzel verdickt, seltener prehensil. Hinterfüße sehr lang, mit vier hufartig bekrallten Zehen, von denen die 4. und 5. sehr lang und kräftig sind (Fig. 990). Gebiß: $\frac{3}{1}\frac{0-1}{0}\frac{2-1}{2-1}\frac{4}{4}$. Magen kolonähnlich gestaltet. Schließen sich an die Phalangeriden nahe an. *Potorous tridactylus* Kerr (*Hypsiprymnus murinus* Cuv.), Kängururatte. Südaustralien, Tasmanien. *Bettongia lesueuri* Q. G. Praemolaren mit kompresser geriefter Krone (Fig. 995). Australien. *Dendrolagus ursinus* Schl. et Müll., Baumkänguru. Neuguinea. *Petrogale penicillata* Gray, Felsenkänguru. Ostaustralien. *Macropus giganteus* Zimm., Riesenkänguru. Australien. *M. (Halmaturus) ruficollis* Desm. Ostaustralien.

III. Unterklasse. Monodelphia (Placentalia).[1]

Placentale vivipare Säugetiere ohne Beutelknochen und Beutel, in der Regel mit auf die Schneide-, Eck- und vorderen Backenzähne (Praemolaren) ausgedehntem Zahnwechsel.

Die monodelphen Säugetiere vertreten den marsupialen gegenüber die höhere Organisationsstufe unter reicherer und mannigfaltigerer Spezialisierung der Formen. Ernährt von der im Fruchtbehälter des trächtigen Muttertieres sich entwickelnden Placenta, gelangt der Fötus zu einer vollständigeren Ausbildung und wird in weit fortgeschrittenem, wenn auch keineswegs überall gleichem Zustande der Reife geboren. Ein Marsupium samt seinen beiden Stützknochen am Becken fehlt. Es ist fraglich, ob sich die Monodelphia aus Marsupialien entwickelt haben. Viel wahrscheinlicher ist es, daß beide Gruppen gemeinsame Vorfahren besitzen, aus denen sie sich in zwei divergierenden Reihen weiterentwickelten. In letzteren haben sich, ähnlichen Lebensverhältnissen entsprechend, vielfach konvergente Erscheinungen, wie in der besonderen Gestaltung der Gebißformen, ergeben. Als Ausgangsformen der Monodelphia sind primitive Insectivoren zu betrachten, aus denen die heutigen *Insectivoren* und die fossilen *Creodontia* hervorgingen, denen die heute lebenden *Carnivoren* und *Cetaceen* entstammen. Aus Insectivoren sind die *Chiropteren* sowie die *Primaten* hervorgegangen. Im

[1]) Außer Cope, Marsh, W. Kowalevski vgl. Max Schlosser, Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialien, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen außereuropäischen Verwandten. Beiträge zur Palaeont. Oesterreich-Ungarns. Wien 1887, 1888, 1890.

Unter-Eocän hat sich auch der *Ungulaten*stamm entwickelt und in den alteocänen, mehrfach auf Creodontien hinweisenden *Condylarthra* sind Reste der Vorfahren der Huftiere zu suchen. Der Ursprung der *Rodentia*, die einen sehr alten Monodelphenstamm repräsentieren, ist wahrscheinlich auf Insectivoren zurückzuführen, für die *Edentata Xenarthra* und *Edentata Nomarthra* sind bisher keine sicheren Anknüpfungen gefunden.

Zweifelsohne war das Gebiß der ältesten monodelphen Säuger ein reich bezahntes, was aus dem Gebiß der ältesten fossilen Diphyodonten erhellt. Bemerkenswert ist das häufige Vorkommen wurzelloser Zähne. Im allgemeinen ist das Milchgebiß schwächer und einfacher gestaltet, das bleibende höher entwickelt und mehr spezialisiert. Jenes enthält den konservativeren Teil der Bezahnung, zeigt bei den nahestehenden Gattungen und Familien nur geringe Differenzen und bleibt auf einer niedrigeren Stufe zurück, dem Gebisse der Vorfahren ähnlicher, ein Verhältnis, welches zuerst Rütimeyer durch den Nachweis begründete, daß im Milchgebisse der Ungulaten Eigentümlichkeiten des Gebisses der geologischen Vorgänger erhalten sind, und daß es diesem ähnlicher ist als dem ihm folgenden bleibenden Gebisse, welches in bestimmter Richtung progressiv spezialisiert erscheint.

Der besonderen Gestaltung des Gebisses und hiermit im Zusammenhange der Ernährungs- und Lebensweise entspricht die Differenzierung des Terminalstückes der Extremitäten nebst seiner Hornbekleidung. Wenn auch in der Regel die Fünfzahl der Zehen erhalten oder höchstens die Innenzehe hinweggefallen ist und die Krallenform des Nagels prävaliert, so gibt es doch zahlreiche Fälle von Reduktionen, für welche bei den monodelphen Säugetieren ein anderes Gesetz maßgbend ist als bei den marsupialen, indem zuerst die innere (erste), dann die äußere (fünfte), hierauf die zweitinnere (zweite) und zuletzt die zweitäußere (vierte) Zehe verkümmert, beziehungsweise völlig wegfällt. Die zurückbleibenden Zehen erfahren gleichzeitig mit ihrer Hornbekleidung eine mehr oder minder bedeutende Verstärkung. Die Nägel werden zu gewaltigen Sichelkrallen (Faultiere) oder zu verbreiterten Hufen (Ungulaten). Auch kann bei anderen Formen die Innenzehe der hinteren und vorderen Extremität als Daumen opponierbar sein.

1. Ordnung. **Insectivora, Insektenfresser.**[1])

Plantigrade monodelphe Säugetiere mit bekrallten, meist fünfzehigen Füßen, vollständig bezahntem Gebiß, kleinen Eckzähnen und scharfspitzigen Backenzähnen.

---

[1]) Außer Parker, Sundevall, Gill, Winge, Vernhout, Dependorf, Stamm, J. Schaffer u. H. Rabl u. a. vgl. G. E. Dobson, A monograph of the Insectivora. London 1883—1890. A. A. W. Hubrecht, De Placentatie van de Spitsmuis (Sorex vulgaris). Verh. Akad. Amsterdam. 1893. W. Leche, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere. II. Phylogenie. Zoologica XXXVII, XLIX. 1902, 1907. Über die Säugethiergattung Galeopithecus. Svenska Vet.

Kleine Säugetiere, welche in ihrer Erscheinung verschiedene Typen der Nager wiederholen, in der Lebensweise sich den Raubtieren nähern. Im Bau haben sie zahlreiche ursprüngliche Charaktere bewahrt. Der meist langgestreckte Schädel zeigt eine im ganzen ziemlich primitive Gestaltung. Das Paukenbein bleibt oft ein Ring, der Jochbogen schwach oder fehlt vollständig (*Sorex* u. a.). Im Gebiß (Fig. 997) besteht eine große Mannigfaltigkeit; die Schneidezähne variieren in der Zahl, die Eckzähne sind klein und nicht immer scharf von den Schneidezähnen und vorderen Backenzähnen unterschieden. Die zahlreichen Backenzähne mit ihren spitzhöckerigen Kronen zerfallen in vordere, meist einspitzige kegelförmige Praemolaren und in hintere wahre Backenzähne, bei welchen in vielen Fällen aber auch eine noch sehr einfache primitive Gestaltung sich erhalten hat. Die Lage des oberen Eckzahnes rücksichtlich der Naht zwischen Oberkiefer und Zwischenkiefer ist eine veränderliche.

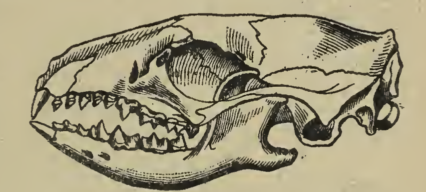


Fig. 997. Schädel von *Erinaceus europaeus.*

Das Milchgebiß ist in den einzelnen Familien sehr ungleich ausgebildet. Beim Igel erhält sich ein Teil desselben im bleibenden Gebiß; bei *Centetiden* und *Chrysochloriden* fällt der Zahnwechsel in späteres Lebensalter, beziehungsweise erst nach Abschluß des Körperwachstums; beim Maulwurf ist das Milchgebiß rudimentär und bei den Spitzmäusen auf das Fötalleben beschränkt.

Ein Schlüsselbein ist fast stets vorhanden. Tibia und Fibula verschmelzen oft in ihrer distalen Partie. Der Hoden verbleibt bei einigen Formen in ursprünglicherer Lage in der Nähe der Niere. Die Zitzen liegen an der Brust oder am Bauche; der Uterus ist zweihörnig, die Placenta scheibenförmig. Die Insectivoren sind Sohlengänger mit nackten Sohlen und starken Krallen an den meist fünfzehigen Füßen. Sie gehören vornehmlich der alten Welt, nur wenige Nordamerika an und ernähern sich von kleineren Tieren, Insekten und Würmern, die sie bei ihrer Gefräßigkeit in großer Menge vertilgen.

1. Unterordnung. *Insectivora vera.* Schneidezähne konisch. Gliedmaßen frei.

Fam. *Tupajidae,* Spitzhörnchen. In Körperform an die Eichhörnchen erinnernd; mit buschigem Schwanz, jedoch mit langer spitzer Schnauze. Leben auf Bäumen von Insekten und Früchten. *Tupaja (Cladobates) ferruginea* Raffl. Ostindien, Java, Borneo.

Akad. Handl. XXI. 1886. A. Aernbäck-Christie-Linde, Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu anderen Säugethieren. Morph. Jahrb. XXXVI. 1907. A. Carlsson, Die Macroscelididae und ihre Beziehungen zu den übrigen Insectivoren. Zool. Jahrb. XXVIII. 1909. W. Kaudern, Studien über die männlichen Geschlechtsorgane von Insektivoren und Lemuriden. Zool. Jahrb. XXXI. 1911.

Fam. *Macroscelididae*. Hüpfende, an die Wüstenmäuse erinnernde Insectivoren mit im Metatarsus auffallend verlängerten Hinterbeinen. Mit rüsselförmig verlängerter Schnauze. *Macroscelides proboscideus* Shaw (*typus* A. Sm.). *Petrodromus tetradactylus* Pet. Afrika.

Fam. *Talpidae*. Mit sehr kleinen oder rudimentären Augen. Die kleinen Ohrmuscheln durch den Pelz verborgen. Ohne Beckensymphyse. Die Vorderextremitäten mehr oder weniger als Grabfüße entwickelt. *Myogale moschata* Pall., Desman, Bisamrüßler. Mit Moschusdrüse an der Schwanzwurzel, mit Schwimmhaut zwischen den Zehen. An Seen von Südrußland, Westasien. *Talpa europaea* L., Maulwurf. Hand mit Scharrkrallen und Os falciforme. Pelz samtweich. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$. Baut eine künstliche unterirdische Wohnung, die durch eine lange Laufröhre mit den täglich vermehrten Nahrungsröhren des Jagdgebietes in Verbindung steht. Die Wohnung besteht aus einer weich ausgepolsterten Zentralkammer und zwei Kreisröhren, von denen die kleinere obere durch drei Gänge mit der Kammer kommuniziert, die größere untere in gleicher Ebene mit der Kammer liegt. Aus der oberen gehen fünf bis sechs Verbindungsgänge in die untere, von der eine Anzahl wagrechter Gänge ausstrahlen und meist bogenförmig in die gemeinsame Laufröhre einmünden. Nordeuropa bis Japan. *T. coeca* Savi, der blinde Maulwurf, im südlichen Europa. *Condylura cristata* L., Sternmaulwurf. *Scalops aquaticus* L., Wasserwurf. Nordamerika.

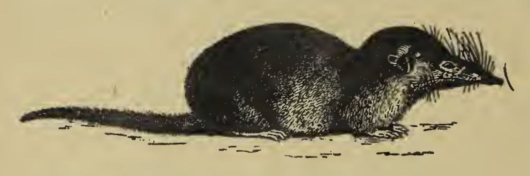


Fig. 998. *Pachyura etrusca* (nach Brehm). 1/1

Fam. *Soricidae*, Spitzmäuse. Mit rüsselförmiger Schnauze, weichem Haarkleid und kurz behaartem Schwanz. Jochbogen fehlt, ebenso Beckensymphyse. Drüsen an den Seiten des Rumpfes oder an der Schwanzwurzel verursachen den unangenehmen Moschusgeruch dieser Tiere. Sorexgebiß: $\frac{3}{2}\frac{1}{0}\frac{3}{1}\frac{3}{3}$. *Sorex araneus* L. (*vulgaris* L.), Waldspitzmaus. *S. minutus* L., Zwergspitzmaus. *Neomys (Crossopus) fodiens* Pall., Wasserspitzmaus. Europa, Nordasien. *Crocidura russulus* Herm. (*aranea* L.), Hausspitzmaus. Europa, Asien, Nordafrika. *Pachyura etrusca* Savi. Südeuropa. Kleinstes Säugetier (Fig. 998).

Fam. *Erinaceidae*. Zuweilen mit Stacheln bekleidet, die bei mächtiger Entwicklung des Hautmuskelschlauches dem sich zusammenkugelnden Körper einen vollkommenen Schutz gewähren. *Erinaceus europaeus* L., Igel. Mit Stachelkleid. Gebiß: $\frac{3}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{2}\frac{3}{3}$ (Fig. 997). Gräbt sich eine Höhle mit zwei Ausgängen etwa fußtief in die Erde und hält einen Winterschlaf. Europa, Asien. *Gymnura* Horsf. et Vig. Stachellos.

Fam. *Potamogalidae*. Clavicula fehlt. Mit seitlich kompressem, starkem Schwanze. *Potamogale velox* Du Chaillu. Westafrika.

Fam. *Centetidae*. Mit Stachelkleid. Schwanz rudimentär. Jochbogen unvollständig. *Centetes ecaudatus* Gm., Tanrek. Madagaskar. *Microgale longicaudata* Thos. Madagaskar. Hier schließt sich an *Solenodon* Brdt. Kuba, Haiti.

Fam. *Chrysochloridae*. Dem Maulwurfe in Körperform ähnlich; Schwanz fehlt. Pelz goldig irisierend. Augen vom Integument bedeckt, Ohrmuscheln im Pelz verborgen. Stehen verwandtschaftlich zu den Centetiden wie die Talpiden zu den Soriciden. *Chrysochloris aurea* Pall., Goldmaulwurf. Kapland.

2. Unterordnung. *Dermoptera*. Schneidezähne kompreß, vielspitzig, die unteren kammförmig. Zwischen Hals, Gliedmaßen und Schwanz eine seitliche Flughautfalte (Patagium). Die Dermoptera werden neuerdings (M. Weber) auch als eigene Ordnung geschieden.

Fam. *Galeopithecidae*. Mit den Charakteren der Unterordnung. Gebiß: $\frac{2}{2}\frac{0}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$. *Galeopithecus volans* L., Fliegender Maki. Sundainseln, Hinterindien.

2. Ordnung. Chiroptera, Handflügler, Fledermäuse.[1])

Monodelphe Säugetiere mit vollständig bezahntem Gebiß und großer, zu Flügeln entwickelter Flughaut zwischen den verlängerten Fingern der Hand sowie zwischen Extremitäten und Seitenteilen des Rumpfes

Gegenüber einer Anzahl von Säugetieren *(Petaurus, Pteromys, Galeopithecus)*, die sich einer seitlichen Flughaut als Fallschirm beim Sprunge bedienen, sind die Fledermäuse zu einem von dem des Vogels allerdings

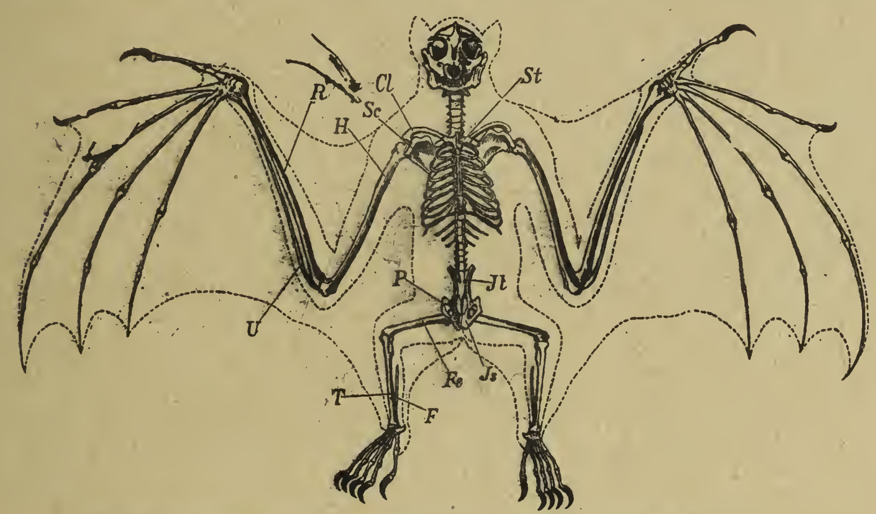


Fig. 999. Skelet von *Pteropus* (nach Owen, wenig verändert). $^1/_7$
St Sternum, *Cl* Clavicula, *Sc* Scapula, *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *D* Daumen, *Jl* Os ilium, *P* Os-pubis, *Js* Os ischii, *Fe* Femur, *T* Tibia, *F* Fibula.

sehr verschiedenen Fluge befähigt durch eine weit größere und elastischere, größtenteils nackte Flughaut (Patagium), welche sich zwischen dem Rumpfe, den Extremitäten und den außerordentlich verlängerten Fingern ausspannt (Fig. 999). Nur der stets bekrallte zweigliedrige Daumen der Hand sowie der ebenfalls mit Krallen bewaffnete Fußabschnitt der Hintergliedmaße bleiben von der Flughaut ausgeschlossen. Häufig verleihen die mächtig entwickelten Ohrmuscheln und kompliziert gebaute Nasenaufsätze dem Gesichte einen absonderlichen Ausdruck (Fig. 1000). Mit Ausnahme dieser

---

[1]) Außer Peters, Keyserling und Blasius, Grosser, Redtel, E. van Beneden vgl. W. Leche, Zur Kenntnis des Milchgebisses und der Zahnhomologie bei Chiroptera. Lunds Univ. Årsskr. XIV. 1877. G. E. Dobson, Catalogue of the Chiroptera in the Brit. Mus. London 1878. H. A. Robin, Recherches anatomiques sur les Mammifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. scienc. nat. 1881. H. Winge, Jordfundne og nulevende Flagermus (Chiroptera). E Museo Lundi. 1892. H. Allen, A monograph of the Bats of North America. Bull. U. S. Nat. Mus. 1893. G. S. Miller, The families and genera of Bats. Bull. U. S. Nat. Mus. Washington 1907. K. Andersen, Catalogue of the Chiroptera in the Collections of the British Museum. 2. Aufl. I. London 1912.

Hautwucherungen sowie der dünnen elastischen Flughäute, welche mit jenen einen großen Reichtum an Nerven und ein feines Tastgefühl gemeinsam haben, ist die Oberfläche des Körpers mit weichen dichtgestellten Haaren bedeckt, deren Rindenlage dütenartige vorspringende Schüppchen bildet. Größere Hautdrüsen mit stark, oft widerlich riechendem Sekrete sind allgemein verbreitet (z. B. Gesichtsdrüse, Nackendrüse). Das leichtgebaute Knochengerüst (Fig. 999) zeichnet sich sowohl durch Festigkeit des Brustkorbes (an dem der Besitz einer Crista sterni, die Verknöcherung der Sternocostalknorpel an die Vögel erinnern), als durch die Länge des Kreuzbeins, mit dem auch die Sitzbeine verwachsen können, aus. Ober- und Unterschenkel bleiben im Gegensatze zu dem verlängerten Arm kurz, der fünfzehige Fuß läuft am Fersenbeine in einen spornartigen Fortsatz (Calcar) aus, welcher zur Anspannung der Schenkel- und Schwanzflughaut dient. Unter den Sinnesorganen bleiben die Augen meist sehr klein, dagegen erscheinen bei der nächtlichen Lebensweise Gehör und Gefühl von hervorragender Bedeutung. Geblendete Fledermäuse vermögen, wie schon Spallanzani wußte, beim Fluge mit großem Geschicke allen Hindernissen auszuweichen.

Im Gebisse erinnert die Form der Zähne bei den insektenfressenden Fledermäusen an jene der Insectivoren; bei den frugivoren Chiropteren sind die sonst scharfen Höcker der Backenzähne stumpfer. Die oberen Schneidezähne stets wenig zahlreich. Das Milchgebiß zeichnet sich durch hakig gebogene spitze Zähne aus, mittels welcher sich das Junge an der Zitze des Muttertieres festhält. Der Uterus ist doppelt, zweihörnig oder einfach, die Placenta discoidal. Die Zitzen sind in einem brustständigen Paar vorhanden.

Die Fledermäuse sind in der Regel kleinere Nachttiere und nähren sich meist von Insekten; unter den außereuropäischen Arten gibt es einige *(Desmodus)*, die auch Vögel und Säugetiere angreifen und deren Blut saugen, andere leben von Früchten. Viele verfallen in einen Winterschlaf. Sie bringen meist nur ein Junges zur Welt und tragen dasselbe auch während des Fluges mit sich umher.

1. Unterordnung. *Megachiroptera.* Mit gestrecktem, hundähnlichem Kopf, kleinen Ohren und großen Augen, Schwanz rudimentär oder fehlend. Außer dem Daumen trägt der dreigliedrige Zeigefinger eine Kralle (Fig. 999). Das Gebiß besitzt vier oder zwei oft ausfallende Schneidezähne, einen Eckzahn und vier bis sechs Backenzähne mit platter, stumpfhöckeriger Krone. Die kleinen Zwischenkiefer bleiben in Verbindung untereinander. Die Zunge ist mit zahlreichen rückwärts gerichteten Hornstacheln besetzt. Bewohnen die Wälder der heißen Gegenden Afrikas, Ostindiens und Australiens und sind frugivor. Viele werden ihres wohlschmeckenden Fleisches halber gegessen.

Fam. *Pteropodidae.* Mit den Charakteren der Unterordnung. *Pteropus celaeno* Herm. (*edulis* E. Geoffr.), Kalong, fliegender Hund. Gebiß: $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{2}{3}$. Indo-australi-

scher Archipel. *Harpyia cephalotes* Pall. Nordaustralien, Celebes, Timor. *Kiodotus (Macroglossus) minimus* E. Geoffr. Java.

2. Unterordnung. *Microchiroptera.* Mit kurzer Schnauze, großen Ohrmuscheln und kleinen Augen. Nur der Daumen trägt eine Kralle. Backenzähne spitzhöckerig, mit Querjochen. Die Zwischenkiefer sind klein, durch eine Spalte median getrennt oder fehlen. Leben von Insekten, zuweilen auch von Früchten. Wenige saugen Blut.

Fam. *Rhinolophidae.* Mit um die Nasenlöcher hoch entwickelten Nasenanhängen, die aus einem hufeisenförmigen Vorderblatt, einem mittleren Sattel (Sella) und einer hinteren, meist senkrechten Lanzette bestehen. Ohren groß, zuweilen *(Megaderma)* vereinigt. *Megaderma lyra* E. Geoffr., Ziernase. Ostindien. *Rhinolophus hipposideros* Bchst., kleine Hufeisennase. *Rh. ferrumequinum* Schreb., große Hufeisennase. Gebiß: $\frac{1}{2}\frac{1}{1}\frac{2}{3}\frac{3}{3}$. Europa, Asien, Afrika. *Hipposiderus (Phyllorhina) tridens* E. Geoffr. Ostafrika, Persien.

Fam. *Phyllostomatidae.* Nase mit medianem Hautanhang. Ohrmuschel mäßig groß, mit Lappen (Tragus) am basalen Innenrande. Mittelfinger mit 3 Phalangen. *Phyllostoma hastatum* Pall. Brasilien. *Vampyrus spectrum* L., Vampyr. Zentralamerika (Fig. 1000). *Desmodus rotundus* E. Geoffr. (*rufus* Wied), blutsaugend. Zentral- und Südamerika.

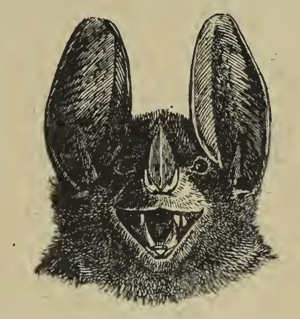


Fig. 1000. Kopf von *Vampyrus spectrum* (aus règne animal). 1/2

Fam. *Emballonuridae.* Nasenlöcher ohne Hautanhänge. Ohren groß, mit kleinem Tragus. Schwanz meist kurz, zum Teil frei vorragend. *Emballonura semicaudata* Peale. Polynesien. *Taphozous mauritianus* E. Geoffr. Afrika, Madagaskar. *Rhinopoma microphyllum* E. Geoffr. Schwanz lang. Ägypten, Ostiniden. *Molossus rufus* E. Geoffr. Zentralamerika. *Chiromeles torquatus* Horsf. Nacktfledermaus. Haut fast nackt. Eine tiefe Tasche unterhalb der Achselhöhle zur Aufnahme des Jungen. Große Sundainseln.

Fam. *Vespertilionidae.* Nasenlöcher ohne Hautanhänge. Ohren mäßig groß, mit Tragus. Schwanz lang. *Plecotus auritus* L., Ohrenfledermaus. *Barbastella (Synotus) barbastellus* Schreb., Mopsfledermaus. Europa, Asien, Nordafrika. *Vespertilio (Vesperugo) serotinus* Schreb., spätfliegende Fledermaus. *V. noctula* Schreb., frühfliegende Fledermaus. Europa, Asien, Afrika. *V. pipistrellus* Schreb., Zwergfledermaus. Europa, Nordasien. *Myotis myotis* Bchst. (*Vespertilio murinus* Schreb.), gemeine Fledermaus. Gebiß: $\frac{2}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$. Europa, Nordafrika, Asien. *Miniopterus schreibersi* Natt. Südeuropa, Afrika bis Australien.

3. Ordnung. **Rodentia (Glires), Nagetiere.**[1]

Kleine monodelphe Säugetiere mit bekrallten Zehen, mit $\frac{1}{1}$, selten $\frac{2}{1}$ zu Nagezähnen entwickelten Schneidezähnen, ohne Eckzähne, mit 3—6 schmelzfaltigen Backenzähnen.

---

[1]) Außer Brandt, Thomas, Schlosser, Adloff vgl. G. R. Waterhouse, A natural history of the Mammalia. II. Rodentia. London 1848. E. Coues and J. A. Allen, Monograph of North-American Rodentia. U. S. Geol. Surv. XI. Washington 1877. E. Selenka, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. III. Wiesbaden 1883—1884. H. Winge, Jordfundne og nulevende Gnavere (Ro-

Die Nagetiere bilden eine außerordentlich vielgestaltige, nach Aufenthalt und Bewegungsart überaus divergierende, in ihrem Bau aber sehr einheitliche wohlbegrenzte Säugergruppe, von welcher manche Typen über die ganze Erde verbreitet sind. Sie sind vorwiegend Sohlenläufer mit frei beweglichen Zehen, die meistens mit Krallen, nur wenige mit Kuppennägeln oder gar hufähnlichen Nägeln bewaffnet sind. Alle nähren sich von vegetabilischen, meist harten Stoffen, insbesondere Stengeln, Wurzeln, Körnern und Früchten, und nur wenige leben omnivor. Dieser Ernährungsart ist die Gestaltung des Gebisses angepaßt, welches einen der Arterhaltung besonders günstigen Typus zu repräsentieren scheint, der in ganz ähnlicher Form von Säugetieren verschiedener Gruppen *(Phascolomys, Chiromys, Procavia)* in konvergenter Entwicklung erworben wurde. Dasselbe (Fig. 1001) besitzt oben und unten zwei meißelförmige, etwas gekrümmte wurzellose Schneidezähne *(Simplicidentata)*, hinter denen im Oberkiefer bei den *Duplicidentata* noch zwei kleinere Schneidezähne vorhanden sind. Während im letzteren Falle der Schmelz noch allseitig die Zähne überzieht, ist er bei den Simplicidentata auf die Vorderfläche beschränkt. Die hintere Fläche derselben nutzt sich daher durch den Gebrauch rasch ab, um so mehr, als die Einrichtung des schmalen, seitlich komprimierten Kiefergelenkes während des Kaugeschäftes die Verschiebung des Unterkiefers von hinten nach vorne notwendig macht. In dem Maße der Abnutzung schiebt sich der wurzellose, beständig wachsende Zahn vor. Die von den Schneidezähnen durch eine weite Lücke getrennten Backenzähne, indem Eckzähne stets fehlen, besitzen meist quergerichtete Schmelzfalten und nur im Falle omnivorer Lebensweise eine höckerige Oberfläche. Treten sie in Wirksamkeit, so zieht das Tier den Unterkiefer so weit zurück, daß die Reibung der Schneidezähne vermieden wird, schiebt aber beim Kauen, der Lage der Querleisten entsprechend, den Unterkiefer in der Longitudinalrichtung vor. Die Zahl der Prämolaren ist verschieden, manchen fehlen sie ganz und damit fällt zugleich der Zahnwechsel hinweg *(Muridae)*. Molaren sind meist drei jederseits oben und unten vorhanden.

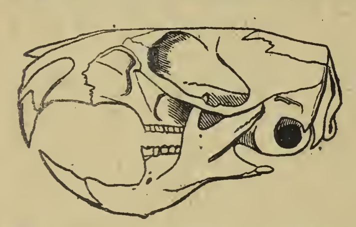


Fig. 1001. Schädel von *Cricetus cricetus* (nach Giebel, Bronns Klassen u. Ordnungen).

Viele Nager äußern Kunsttriebe, indem sie Nester bauen, komplizierte Höhlungen und Wohnungen graben und Wintervorräte anhäufen. Häufig besitzen sie Backentaschen. Einige verfallen zur kalten Jahreszeit in einen tiefen Winterschlaf, andere stellen in großen Scharen Wanderungen an. Sie gebären zahlreiche Junge; einige in vier bis sechs Würfen des Jahres,

---

dentia). Kjöbenhavn 1887. M. Duval, Le placenta des Rongeurs. Journ. Anat. Physiol. Paris 1889—1892. A. Fleischmann, Embryologische Untersuchungen. Heft 2 u. 3. Wiesbaden 1891, 1893. T. Tullberg, Ueber das System der Nagethiere. Upsala 1899.

und besitzen demgemäß eine große Zahl von Bauch- und Brustzitzen. Uterus meist ein Uterus duplex, Fruchtkuchen scheibenförmig.

1. Unterordnung. *Duplicidentata (Lagomorpha).* Im Oberkiefer hinter den Nagezähnen ein zweites kleineres Paar. Schneidezähne an der ganzen Oberfläche von Schmelz bedeckt. Backenzähne wurzellos.

Fam. *Ochotonidae.* Kleine Nager mit kurzen Ohren, ohne äußeren Schwanz. Vorder- und Hinterbeine fast gleich groß. *Ochotona (Lagomys) pusillus* Pall. Pfeifhase. Südosteuropa. *O. alpinus* Pall., Alpenpfeifhase. Gebirge Sibiriens.

Fam. *Leporidae.* Mit langen Ohren und kurzem Schwanz. Hinterbeine verlängert. Gebiß: $\frac{2}{1}\frac{0}{0}\frac{3}{2}\frac{3}{3}$. *Lepus europaeus* Pall. (*timidus* Schreb.), Hase. Süd- und Mitteleuropa, Westasien. *L. timidus* L. (*variabilis* Pall.), Schneehase. Nordeuropa, Nordasien, Alpen, Pyrenäen, Kaukasus. *Cuniculus cuniculus* L., Kaninchen. Südwesteuropa, Nordafrika.

2. Unterordnung. *Simplicidentata.* Im Oberkiefer nur zwei Nagezähne. Schneidezähne bloß an der Vorderseite mit Schmelz überzogen. Backenzähne wurzellos oder mit Wurzel.

1. Sektion. *Sciuromorpha.* Frontale mit oder ohne Postorbitalfortsatz. Jochbogen zart, hauptsächlich durch das Jugale gebildet. Der Processus angularis des Unterkiefers geht vom Unterrande des letzteren ab.

Fam. *Aplodontiidae.* Backenzähne wurzellos. Postorbitalfortsatz fehlt. Führen eine grabende Lebensweise. *Aplodontia (Haplodon) rufa* Raf. Nordamerika.

Fam. *Sciuridae.* Auf Bäumen, seltener auf dem Erdboden in selbstgegrabenen Höhlen lebende Nager mit zylindrischem, behaartem Schwanz. Postorbitalfortsatz vorhanden. Backenzähne mit Wurzeln. Gebiß: $\frac{1}{1}\frac{0}{0}\frac{2-1}{1}\frac{3}{3}$. *Sciurus vulgaris* L., Eichhörnchen. Europa, Nordasien. *Eutamias asiaticus* Gm., Backenhörnchen. Nordasien. *Citellus (Spermophilus) citillus* L., Ziesel. Osteuropa. *Cynomys socialis* Raf. (*ludovicianus* Ord.), Präriehund. Nordamerika. *Marmota (Arctomys) marmotta* L., Murmeltier. Hält einen langen Winterschlaf. Alpen, Pyrenäen, Karpathen. *M. bobac* Pall., Bobak, Steppenmurmeltier. Polen, Rußland, Mittelasien. *Sciuropterus (Pteromys) volans* L., Flughörnchen. Mit Flughaut. Sibirien, Osteuropa.

Fam. *Castoridae.* Große plumpe Nager mit plattem, beschupptem Schwanz. Hinterfüße mit Schwimmhaut. Postorbitalfortsatz fehlt. Backenzähne wurzellos mit queren Schmelzfalten. Zwei das Bibergeil (Castoreum) absondernde Drüsensäcke münden in die Vorhaut ein. Bekannt durch die Bauten. *Castor fiber* L., Biber. Europa, Asien. *C. canadensis* Kuhl, amerikanischer Biber. Nordamerika.

Fam. *Geomyidae.* Am Erdboden lebende oder grabende Nager mit großen, außen an der Wange sich öffnenden behaarten Backentaschen. *Geomys bursarius* Shaw, Taschenmaus. Nordamerika.

Fam. *Anomaluridae.* Mit großem Infraorbitalkanal. Ohne Postorbitalfortsatz. *Anomalurus fraseri* Wtrh. Mit seitlicher, durch einen Knorpelstab gestützter Flughautfalte. Schwanz ventral an der Basis mit großen Schuppen. Westafrika. Hier dürfte sich anschließen *Pedetes caffer* Pall., der Springhase, den Dipodiden ähnlich. Südafrika.

2. Sektion. *Myomorpha.* Postorbitalfortsatz fehlt. Jochbogen zierlich, das Jugale auf den langen Processus zygomaticus des Oberkiefers aufgestützt. Der Processus angularis des Unterkiefers geht vom Unterrande des letzteren ab.

Fam. *Myoxidae.* Zierliche baumlebende Nager mit langem, behaartem Schwanz und kurzen Füßen. Backenzähne mit Wurzeln. Am Darm fehlt das Coecum. Halten einen tiefen Winterschlaf. *Muscardinus avellanarius* L., Haselmaus. Mitteleuropa.

Myoxus glis L., Siebenschläfer, Bilch. Europa, Westasien. *Eliomys quercinus* L. (*nitela* Pall.), Gartenschläfer. Mittel- und Südeuropa.

Fam. *Dipodidae.* An der Erde lebende Nager mit kurzen Beinen oder mit sehr langen, zum Sprunge dienenden Hinterbeinen, an denen die verlängerten Mittelfußknochen meist zu einem Lauf verschmolzen sind, und mit mächtigem, meist bequastetem Springschwanz. *Sicista (Sminthus) subtilis* Pall. Westasien, Osteuropa. *Zapus hudsonius* Zimm., Hüpfmaus. Nordamerika. *Alactaga saliens* Gm. Asien, Südrußland. *Jaculus jaculus* L. (*Dipus aegyptius* Hasselq.), Wüstenspringmaus. Nordostafrika, Arabien. *J. sagitta* Pall. Südrußland, Asien.

Fam. *Muridae.* Verschiedengestaltige, meist an der Erde lebende Nager. Gebiß: $\frac{1}{1}\frac{0}{0}\frac{0}{0}\frac{3-2}{3-2}$ (Fig. 1001). Molaren mit Wurzeln oder wurzellos. Schwanz zuweilen kurz, meist dünn behaart und beschuppt. Magen zusammengesetzt, mit Hornschichte. *Cricetus cricetus* L., Hamster. Mit großen inneren Backentaschen. Baut unterirdische Gänge und Kammern, in denen er Wintervorräte anhäuft, und hält einen kurzen Winterschlaf. Wird Getreidefeldern sehr schädlich. *Evotomys hercynicus* Mehl. (*glareolus* Schreb.), Waldmühlmaus. *Microtus (Arvicola) arvalis* Pall., Feldmaus. Mitteleuropa. *M. agrestis* L., Erdmaus. Nord- und Mitteleuropa. *M. terrestris* L. (*amphibius* L.), Wasserratte, Schermaus. Europa, Westasien. *Fiber zibethicus* L., Bisamratte. Nordamerika. *Lemmus (Myodes) lemmus* L., Lemming. Bekannt durch die Wanderungen, welche diese Tiere in ungeheuren Scharen vor dem Ausbruch der Kälte unternehmen. Arkt. Europa. *Acomys cahirinus* E. Geoffr., Stachelmaus. Ägypten, Palästina. *Cricetomys gambianus* Wtrh., Hamsterratte. Trop. Afrika. *Mus musculus* L., Hausmaus. Kosmopolit. *M. sylvaticus* L., Waldmaus. Europa, Westasien. *M. agrarius* Pall., Brandmaus. *M. minutus* Pall., Zwergmaus. Europa bis Sibirien. *M. rattus* L., Hausratte. Erst im Mittelalter aus Westasien in Europa eingewandert, gegenwärtig von der Wanderratte verdrängt. Kosmopolit. *M. norwegicus* Erxl. (*decumanus* Pall.), Wanderratte. Über die ganze Erde verbreitet, aus Westasien stammend. *Hydromys chrysogaster* E. Geoffr., Biberratte. Australien. Hier schließt sich an *Spalax typhlus* Pall., Blindmaus. Maulwurfähnlich, Augen klein, von der Haut bedeckt. Schwanz fehlt. Südosteuropa, Westasien.



Fig. 1002. *Agouti (Coelogenys) paca* (aus règne animal). 1/10

3. Sektion. *Hystricomorpha.* Postorbitalfortsatz fehlt. Jochbogen und Jugale stark. Der Processus angularis des Unterkiefers geht von der Seitenwand des letzteren ab. Gebiß: $\frac{1}{1}\frac{0}{0}\frac{1}{1}\frac{3}{3}$.

Fam. *Bathyergidae.* Der plumpe Körper mit stummelförmigem Schwanz. Augen und Ohren klein. Leben nach Art der Maulwürfe. *Bathyergus maritimus* Gm. *Georhychus capensis* Pall., Erdgräber. Südafrika. *Heterocephalus glaber* Rüpp., Nacktmull. Äußere Ohren fehlen. Körper mit allenthalben verstreuten Spürhaaren, sonst nackt. Südabessinien, Schoa.

Fam. *Octodontidae,* Trugratten, Schrotmäuse. In ihrer Körpergestalt an Ratten erinnernd. Zehen mit starken Krallen. Backenzähne wurzellos. *Octodon degus* Mol., Strauchratte. Chile, Peru. *Myocastor (Myopotamus) coypus* Mol., Schweifbiber, Koypu. Brasilien bis Patagonien.

Fam. *Hystricidae.* Plumpe, gedrungene Nager mit kurzer stumpfer Schnauze und dorsalem Stachelkleid. Schwanz kein Greifschwanz. Fußsohlen nackt. Grabende

nächtliche Tiere. *Hystrix cristata* L., Stachelschwein. Stacheln des Schwanzes abgestutzt. Südeuropa, Nordafrika, Kleinasien. *Atherura macroura* L. Cochinchina, Malakka.

Fam. *Coendidae,* Kletterstachler. Plumpe Nager mit dorsalem Stachelkleid, Schwanz meist ein Greifschwanz. Fußsohle behaart. Leben auf Bäumen. *Erethizon dorsatus* L. Nordamerika. *Coendu (Cercolabes) prehensilis* L., Kuandu. Südamerika.

Fam. *Viscaciidae (Chinchillidae).* An der Erde lebende Nager mit verlängerten Hintergliedmaßen, langem, buschigem Schwanz und weichem Pelz. Backenzähne wurzellos, lamellär. *Viscacia viscacia* Mol. (*Lagostomus trichodactylus* Brook.), Viskatscha, Pampashase. Argentinien. *Lagidium peruanum* Meyen, Hasenmaus. Peru, Chile. *Chinchilla (Eriomys) laniger* Mol., Chinchilla. Anden.

Fam. *Caviidae (Subungulata).* Die Füße enden vorn meist mit vier, hinten mit drei Zehen, welche hufähnliche Nägel tragen. Fußsohlen nackt. Schwanz kurz. *Dasyprocta aguti* L., Aguti, Goldhase. Guiana, Nordbrasilien. *Agouti (Coelogenys) paca* L. Paka. Zentral- und Südamerika (Fig. 1002). *Cavia porcellus* L. (*aperea* Gm.), Aperea. Südamerika. Stammform des zahmen Meerschweinchens (*cobaya* Marcgr.). *Hydrochoerus capybara* Erxl., Wasserschwein. Füße mit kurzer Schwimmhaut. Größtes lebendes Nagetier. Nordöstl. Südamerika.

4. Ordnung. **Edentata Nomarthra.**[1])

Monodelphe Säugetiere mit reduziertem, aus schmelzlosen, wurzellosen Backenzähnen bestehendem Gebiß oder zahnlos, mit Scharrkrallen. Letzte Brust- und Lendenwirbel ohne akzessorische Gelenkfortsätze.

Die gemeiniglich als *Edentata* zusammengefaßten Tierformen haben sich nach genauerer Kenntnis ihres Baues als so weitgehend different gezeigt, daß ihre gemeinsame Abstammung als unerwiesen gelten muß. Ihre Trennung in zwei auch hier unterschiedene Ordnungen *(Nomarthra, Xenarthra),* vielleicht nach dem Vorgange M. Webers in drei Ordnungen, *Pholidota, Tubulidentata, Xenarthra,* erscheint somit begründet.



Fig. 1003. Kopf von *Manis temmincki,* Zunge vorgestreckt (aus Brehm). 1/8

Ein Charakter, der allen *Edentata Nomarthra,* zu denen *Manidae* und *Orycteropodidae* gehören, im Gegensatze zu den *Edentata Xenarthra* zukommt, ist die normale (nomarthrale) Artikulation der letzten Brust- und Lendenwirbel, ohne akzessorische Gelenkfortsätze. Bei *Orycteropus* ist der Körper von einem spärlichen Haarkleid, bei *Manis* von dachziegelartig angeordneten Hornschuppen (Fig. 1003) bedeckt. Die Füße enden mit Scharrkrallen. Während *Manis* zahnlos ist, finden sich bei *Orycteropus* wurzel- und schmelzlose säulenförmige Backenzähne von eigentümlicher

[1]) W. v. Rapp, Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. Tübingen 1852. W. H. Flower, On the mutual Affinities of the Animals composing the order Edentata. Proc. Zool. Soc. London 1882. Duvernoy, Mémoire sur les Orycteropes. Ann. scienc. nat. 1853. M. Weber, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus Manis. Webers Zoolog. Ergebn. einer Reise in Niederl.-Ostindien. II. Leyden 1892. Vgl. ferner die Arbeiten von Jentink, Röse, Thomas, Turner u. a.

röhriger Struktur; die Zahl der Zähne beträgt beim ausgewachsenen Tier 4—5, während weitere 3—2 vordere, mehr griffelförmige Zähne hinfällig sind. Das Milchgebiß bleibt rudimentär. Die Mundöffnung ist eng, die Zunge wurmförmig gestreckt (Fig. 1003). Der Uterus ist ein Uterus duplex oder bicornis, die Placenta bei *Orycteropus* zonar, bei *Manis* diffus und adeciduat (bei *Orycteropus* nicht sicher bekannt). Die Nomarthra nähren sich von Ameisen und Termiten. Sind durchwegs altweltlich.

1. Unterordnung. *Tubulidentata.* Mit heterodonter Bezahnung und spärlichem Haarkleid.

Fam. *Orycteropodidae.* Mit den Charakteren der Unterordnung. *Orycteropus afer* Pall. (*capensis* Gm.), Erdferkel. Südafrika.

2. Unterordnung. *Pholidota.* Zahnlos, mit Schuppenkleid.

Fam. *Manidae.* Schuppentiere. Mit den Charakteren der Unterordnung. *Manis pentadactyla* L. Ostindien, Ceylon. *M. tetradactyla* L. *M. gigantea* Ill. Afrika. *M. temmincki* Smuts, Steppenschuppentier. Afrika (Fig. 1003).

5. Ordnung. **Edentata Xenarthra.**[1])

Monodelphe Säugetiere mit schmelzlosen wurzellosen gleichartigen Zähnen oder zahnlos. Letzte Brust- und Lendenwirbel mit akzessorischen Gelenkfortsätzen. Füße mit kräftigen Krallen.

Diese früher mit den Nomarthra als Edentata vereinigte Säugetierordnung umfaßt nach Lebensweise und Körpergestalt divergierende Formen, die jedoch im Bau große Einheitlichkeit zeigen.

Die Körperbedeckung ist entweder ein langes dichtes Haarkleid oder besteht aus Knochentafeln der Unterhaut, welche sich auf dem Rücken in beweglichen Gürteln anordnen (Fig. 1005); denselben entsprechen Hornschuppen der Oberhaut, während das Haarkleid zurücktritt. Die Füße enden mit Sichel- oder Scharrkrallen. Der Schädel ist meist lang, bei den *Bradypodidae* kurz und besitzt nur bei den *Dasypodiden* einen vollständigen Jochbogen. Am Jochbein der *Bradypodiden* ist das Vorkommen eines absteigenden Fortsatzes bemerkenswert (Fig. 1004). Lenden- und hintere Brustwirbel weisen außer der normalen Verbindung noch eine weitere (xenarthrale) mittels akzessorischer Gelenkfortsätze auf. Das Becken steht

---

[1]) Außer Rapp, Flower, Burmeister, Ameghino, Lydekker, Hyrtl, v. Jhering, Anthony, Menegaux, F. Poche vgl. A. Macalister, A monograph of the anatomy of Chlamydophorus. Transact. Irish Acad. XXV. 1873. G. Pouchet, Mémoire sur le grand fourmilier (Myrmecophaga jubata). Paris 1874. J. Murie, On the habits, structure and relation of the threebanded Armadillo. Transact. Linn. Soc. London 1875. F. Römer, Ueber Bau und Entwicklung des Panzers der Gürtelthiere. Jenasche Zeitschr. f. Naturw. XX. 1892. M. Fernandez, Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. Morph. Jahrb. XXXIX. 1909. H. H. Newman and J. T. Patterson, The development of the ninebanded Armadillo etc. Journ. Morph. XXI. 1910. J. T. Patterson, Polyembryonic development in Tatusia novemcincta. Ebenda. XXIV. 1913. W. Kaudern, Studien über die männlichen Geschlechtsorgane von Edentaten. I. Xenarthra. Ark. f. Zool. Stockholm. IX. 1915.

auch durch sein Os ischii mit den vorderen verwachsenen Schwanzwirbeln (pseudosacrale Wirbel) in Verbindung.

Das Gebiß besteht in der Regel aus gleichartig gestalteten, wurzellosen und des Schmelzes entbehrenden Zähnen. Mit Ausnahme von *Dasypus sexcinctus* fehlen überall die Schneidezähne. Ob die eckzahnartig entwickelten vordersten Zähne von *Choloepus* mit den Eckzähnen der übrigen Säuger zu vergleichen sind, erscheint unsicher. Das Milchgebiß ist meist unterdrückt, bis auf *Tatus,* bei dem ein Wechsel der vorderen Zähne stattfindet. Vollständig zahnlos sind die *Myrmecophagiden.* Die Zunge ist hier wurmförmig, auch bei den Gürteltieren langgestreckt. Durch Komplikation zeichnet sich der Magen der pflanzenfressenden Faultiere aus. Der Uterus ist ein Uterus simplex, die Placenta discoidal oder kuppelförmig. Zitzen meist brust- oder bauchständig. Bemerkenswert ist die bei *Tatus hybridus* und *T. novemcinctus* beobachtete Polyembryonie, d. h. die Entstehung mehrerer (7—12, bezw. 4) Embryonen durch Teilung aus einer Embryonalanlage, wobei sich alle Embryonen eines Wurfes als gleichweit entwickelt und gleichen Geschlechtes erweisen.



Fig. 1004. Schädel von *Scaeopus torquatus.*

Die Ameisenbären sind Insektenfresser und halten sich auch auf Bäumen auf, die Gürteltiere sind omnivor und graben mit ihren mächtigen Scharrkrallen Erdhöhlen, die Faultiere nähren sich von Blättern und klettern vortrefflich. Alle sind träge, stumpfsinnige Tiere mit kleinem, der Windungen entbehrendem Gehirn und bewohnen ausschließlich Zentral- und Südamerika.

Fam. *Bradypodidae,* Faultiere. Mit kurzem, rundlichem Kopf. Vorderbeine sehr lang, Zähne $\frac{5}{4}$ (Fig. 1004). Die Körperbedeckung bildet ein langes, dürrem Heu ähnliches Haarkleid. Schwanz rudimentär. Leben ausschließlich auf Bäumen, auf denen sie sich mittels der Sichelkrallen hängend und anklammernd langsam bewegen. Auf dem Erdboden vermögen sie sich nur äußerst unbehilflich und schwerfällig hinzuschleppen. *Bradypus tridactylus* L., Ai, dreizehiges Faultier. Brasilien. *Scaeopus torquatus* Ill., Kragenfaultier. Südbrasilien, Peru. *Choloepus didactylus* L., Unau, zweizehiges Faultier. Nördl. Südamerika.

Fam. *Myrmecophagidae,* Ameisenbären. Körper behaart, Kopf verlängert, die Mundöffnung eng; aus derselben ist die lange wurmförmige klebrige Zunge weit vorstreckbar. Kiefer schwach, zahnlos. Die Tiere besitzen kräftige Scharrkrallen an den Vorderbeinen. Leben von Ameisen und Termiten, die sie aus den aufgegrabenen Bauten mittels der klebrigen Zunge hervorholen. *Myrmecophaga tridactyla* L. (*jubata* L.), großer Ameisenbär. *Tamandua tetradactyla* L. *Cyclopes (Cyclothurus) didactylus* L., Zwergameisenbär. Zentral- und Südamerika.

Fam. *Dasypodidae,* Gürteltiere, Armadille. Die Körperbedeckung besteht aus Cutisknochen, denen Schuppen der Epidermis entsprechen, während die Behaarung zurücktritt. Die Hautskeletplatten bilden gewöhnlich an der Dorsalseite des Kopfes ein besonderes Kopfschild, auf dem Rücken ein Schulter- und Kreuzschild, zwischen denselben bewegliche Rückengürtel. Auch der Schwanz ist mit Skeletplatten bedeckt.

Die kurzen Extremitäten enden mit kräftigen Scharrkrallen. Zähne zahlreich, stiftförmig, mindestens $\frac{7}{7}$. Die Gürteltiere sind nächtliche omnivore Tiere, welche sich eingraben. Manche besitzen die Fähigkeit, sich zusammenzukugeln. *Tatus (Tatusia) novemcinctus* L., langgeschwänzter Tatu. Von Texas bis Paraguay (Fig. 1005). *T.*

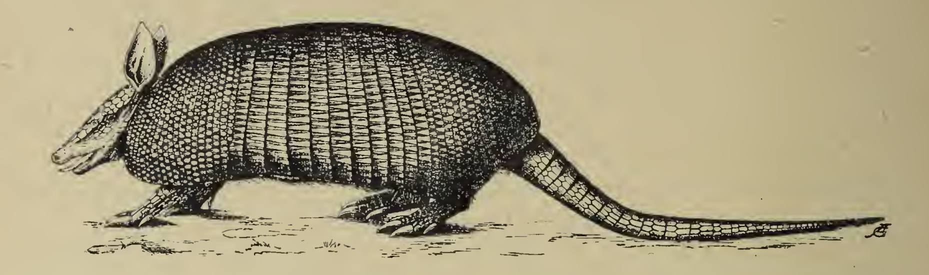


Fig. 1005. *Tatus novemcinctus* (Original). $^1/_5$

hybridus Desm. *Dasypus sexcinctus* L. Südamerika. *D. villosus* Desm. Argentinien. *Priodontes giganteus* E. Geoffr., Riesengürteltier. Mit im ganzen gegen 100 Zähnen. Südamerika. *Chlamydophorus truncatus* Harl., Schildwurf. Der die Skeletplatten tragende Teil der Rückenhaut bildet einen nur in der Mittellinie des Rückens befestigten freien Schild. Westargentinien.

6. Ordnung. **Carnivora (Ferae), Raubtiere.**[1])

Meist fleischfressende monodelphe Säugetiere mit Raubtiergebiß; Unterkiefer mit nur ginglymischer Bewegung. Schlüsselbein rudimentär oder fehlend; die fünf- und vierzehigen Füße mit Krallen.

Die Carnivoren bilden eine natürliche Ordnung der Säugetiere, deren scharfe Charakterisierung Schwierigkeiten bietet, die sich jedoch durch eine Summe gemeinsamer Eigentümlichkeiten als zusammengehörig erweisen. Alle sind mit Krallen an den Zehen bewaffnet. Das Gebiß (Fig. 1006) besteht aus kleinen Schneidezähnen, großen gekrümmten Eckzähnen und schneidenden Backenzähnen. Der walzenförmige Gelenkkopf des Unterkiefers gestattet nur eine einfache ginglymische Bewegung und schließt Seitenbewegungen aus. Das Schlüsselbein ist rudimentär oder fehlt. Die Zitzen liegen am Bauche. Der Uterus ist zweihörnig, die Placenta gürtelförmig. Die meisten Raubtiere nähren sich vom Fleische frisch getöteter Tiere, viele sind omnivor, manche leben vorwiegend von Vegetabilien.

---

[1]) J. E. Gray, Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous and Edentate Mammalia in Brit. Mus. London 1869. R. Lydekker, Handbook to the Carnivora. I. London 1895. H. Winge. Jordfundne og nulevende Rovdyr (Carnivora). E. Museo Lundi. Kjöbenhavn. 1895. A. Fleischmann, Embryologische Untersuchungen. I. Wiesbaden 1889. J. Murie, Researches upon the Anatomy of the Pinnipedia. I—III. Transact. Zool. Soc. London. VII—VIII. 1870—1874. J. A. Allen, History of North American Pinnipeds. U. S. Geol. a. Geogr. Surv. Washington 1880. W. Turner, Report on the Seals. Challenger Rep. XXVI . 1888. Vgl .ferner die Schriften von Kükenthal, P. J. van Beneden, Mivart, Flower, Scheidt, Broman u. a.

1. Unterordnung. *Fissipedia.* Terrestre Raubtiere mit differierenden Backenzähnen, unter denen in jedem Kiefer einer als „Reißzahn" hervortritt, mit freien, stark bekrallten Zehen.

Die fissipeden Raubtiere sind vor allem durch ihr Gebiß ausgezeichnet. Es (Fig. 1006) besteht aus Wurzelzähnen und enthält alle drei Zahnarten, zunächst oben und in der Regel auch unten drei einwurzelige kleine Schneidezähne, zu deren Seiten einen mächtigen spitzen Eckzahn, sodann eine Anzahl von Backenzähnen, die in *Lückenzähne (Dentes spurii),* einen meist durch Größe hervortretenden *Reißzahn (D. sectorius)* und in *Höckerzähne (D. molares)* unterschieden werden. Die Differenzierung des Gebisses ist auf die Ausbildung eines einzigen großen und wirksamen Reißzahnes (Fig. 978 *a)* gerichtet, während die übrigen Molaren eine fortschreitende Reduktion in Zusammensetzung und Zahl erfuhren. Die Lückenzähne sind sämtlich Prämolaren, der Reißzahn des Oberkiefers entspricht dem hintersten Prämolaren, dagegen ist der untere Reißzahn der vorderste Molar. Im Milchgebiß ist der nächst vorliegende Zahn, somit $\frac{P3}{P4}$, Reißzahn. Am schwächsten erweisen sich die scharfkantigen und komprimierten Lückenzähne. Die mehrwurzeligen Höckerzähne besitzen stumpfhökkerige Kronen und variieren in Größe und Zahl. Aus einem Gebiß $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$ ohne Reißzähne, wie es die fossilen *Creodontien,* die Stammformen der Carnivoren, zeigen, geht infolge Reduktion des dritten oberen Molars ein Gebiß $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{2}{3}$, wie es Bären und Caniden zukommt, hervor. Bei den Viverriden fehlt auch der dritte untere Molar. Nun reduzieren sich aber auch Prämolaren, indem zunächst der erste Prämolar des Unterkiefers, dann auch der entsprechende des Oberkiefers ausfällt, während die zurückgebliebenen Molaren von hinten nach vorne in der Rückbildung weiter vorschreiten. So erhalten wir schließlich bei den Felidae ein Gebiß von der Zusammensetzung $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{2}\frac{1}{1}$. Auch die Schneidezähne können um einen vermindert sein *(Latax, Melursus).*



Fig. 1006. Schädel von *Felis leo.*
Der obere kleine Molar nicht sichtbar.

Die äußere Form des Schädels in Verbindung mit der größeren oder geringeren Kieferlänge, der hohe Kamm des Schädels zum Ansatze und die mächtige Krümmung des Jochbogens zum Durchgange der kräftigen Beißmuskeln, die quere Gelenkgrube des Schläfenbeins sowie der walzenförmige Gelenkkopf des Unterkiefers, welcher nur eine einfache ginglymische Bewegung gestattet, erweisen sich den Einrichtungen des Gebisses parallel.

Die Schläfengrube steht mit der Orbita in weiter Verbindung, ein Orbitalring fehlt meist.

Die vorderen Extremitäten enden meist mit fünf, die hinteren mit vier freien Zehen, welche mit starken Krallen bewaffnet sind und an den Vordergliedmaßen auch zum Ergreifen der Nahrung gebraucht werden. Zuweilen *(Felidae, Viverridae)* sind die Krallen einziehbar. Nur wenige, wie die Bären, sind Sohlengänger, indem sie mit der ganzen Sohle des Fußes den Boden berühren, andere, wie die Zibethkatzen, treten nur mit dem vorderen Teile der Sohlen, den Zehen nebst Mittelfuß auf und sind Halbsohlengänger; die behendesten Raubtiere dagegen, wie die Hunde und Katzen, sind Zehenläufer (Fig. 971). Den meisten fissipeden Raubtieren kommen eigentümliche Analdrüsen zu, welche einen intensiven Geruch verbreiten. Die Jungen werden in unvollkommenem Zustande geboren.

Die Raubtiere zeichnen sich durch Kraft, Beweglichkeit und scharfe Sinnesorgane aus. Ihre Verbreitung erstreckt sich, Australien ausgenommen, über die ganze Erde.

1. Sektion. *Arctoidea.* Tympanicum schüsselförmig, die ganze Außenwand der Trommelhöhle bildend. Maxilloturbinale groß. Bulla tympani ohne Scheidewand. Cowpersche Drüsen fehlen. Penisknochen groß.

Fam. *Canidae.* Zehenläufer mit nicht zurückziehbaren Krallen der meist fünfzehigen Vorder- und vierzehigen Hinterfüße. Bulla tympani groß. Reißzahn groß. Darm mit Coecum. Meist mit Analdrüsen. *Canis lupus* L., Wolf. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{2}{3}$. Europa, Asien. *C. latrans* Say, Präriewolf. Nordamerika. *C. aureus* L., Schakal. Südosteuropa, Asien, Nordafrika. Schakal und Wolf sind zwei der verschiedenen Wildhunde, von denen die Haushunde sich ableiten. *C. dingo* Blbch. Wildhund Australiens, vielleicht verwilderter Haushund. *Vulpes vulpes* L., Fuchs. Europa, Asien, Nordafrika. *V. lagopus* L., Eisfuchs, Polarfuchs. Arktische Regionen. *V. corsac* L. West- und Zentralasien. *Otocyon megalotis* Desm., Löffelhund. Süd- und Ostafrika.

Fam. *Ursidae.* Sohlengänger von plumper Körpergestalt mit gestreckter Schnauze und breiten Sohlen der fünfzehigen Füße. Schwanz sehr kurz. Bulla tympani klein. Darm ohne Coecum. Kein Reißzahn. Molaren stumpfhöckerig, langgestreckt. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{2}{3}$. *Ursus maritimus* Erxl., Eisbär. Arktisch. *U. arctos* L., brauner Bär. Europa, Nordasien. *U. americanus* Pall., Baribal. Nordamerika. *Melursus ursinus* Shaw (*labiatus* Blainv.), Lippenbär. Ostindien, Cylon.

Fam. *Procyonidae.* Sohlengänger. Schwanz lang. Bulla tympani klein. Darm ohne Coecum. Reißzahn klein. Oben und unten nur zwei Molaren. *Ailurus fulgens* F. Cuv. Himalaja. *Potos flavus* Schreb. (*Cercoleptes caudivolvulus* Pall.), Wickelbär. Nördl. Süd- und Zentralamerika. *Nasua rufa* Desm., Rüsselbär. Brasilien. *Procyon lotor* L., Waschbär. Pflegt die Nahrung ins Wasser zu tauchen. Nordamerika.

Fam. *Mustelidae,* Marder. Teils Sohlengänger, teils Halbsohlengänger von langgestrecktem Körper, mit niedrigen Beinen und fünfzehigen Füßen. Bulla tympani klein, Darm ohne Coecum. Reißzahn klein. Molaren $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{1}$ Analdrüsen vorhanden. *Meles taxus* Bodd., Dachs. Europa, Nordasien. *Zorilla zorilla* Gm. Südafrika. *Mephitis mephitica* Shaw, Stinktier. Nordamerika. *Gulo luscus* L. (*borealis* Nilss.), Vielfraß. Arktisch. *Galictis barbara* L. Mittel- und Südamerika. *Mustela martes* L., Edelmarder. Europa, Nordasien. *M. zibellina* L., Zobel. Boreales Europa und Asien. *M. foina* Erxl., Steinmarder. Europa, Asien. *Putorius lutreola* L., Nörz. Nordosteuropa. *P. putorius* L., Iltis. Mitteleuropa. Eine albinotische domestizierte Spielart

des Iltis ist das Frettchen (*P. furo* L.). *P. nivalis* L. (*vulgaris* Erxl.), Wiesel. Europa, Nordasien. *P. ermineus* L., Hermelin. Europa, Nord- und Mittelasien, Nordafrika. *Lutra lutra* L., Fischotter. Europa, Asien, Nordafrika. *Latax lutris* L. (*Enhydra marina* Erxl.), Seeotter. Küsten des nördl. Stillen Ozeans. Im Aussterben.

2. Sektion. *Herpestoidea.* Tympanicum ringförmig, nur einen Teil der Außenwand der Trommelhöhle bildend. Maxilloturbinale klein. Bulla tympani mit Scheidewand. Cowpersche Drüsen vorhanden. Coecum vorhanden. Penisknochen klein oder fehlend. Mit Analdrüsen.

Fam. *Viverridae.* Von langgestreckter, bald mehr den Katzen, bald mehr den Mardern ähnelnder Körperform, mit spitzer Schnauze und langem Schwanz. Die meist fünfzehigen Füße berühren bald mit der halben Sohle oder nur mit den Zehen, deren Krallen zurückziehbar oder nicht zurückziehbar sind, den Boden. *Viverra civetta* Schreb., afrikanische Zibethkatze. Afrika (Fig. 1007). *V. zibetha* L., Zibethkatze. Südasien, China. Alle beide mit großen Drüsensäcken zwischen After und Geschlechtsteilen, die ein schmieriges, moschusartig riechendes Sekret, das Zibeth, liefern. *Genetta genetta* L., Genettkatze, Ginsterkatze. Südfrankreich, Spanien, Nordafrika. *Paradoxurus hermaphroditus* Schreb. Südasien, Sumatra. Java. *Mungos*



Fig. 1007. *Viverra civetta* (aus Brandt und Ratzeburg). $^1/_{12}$

(Herpestes) ichneumon L., Ichneumon, Pharaonsratte, Manguste. Nordafrika, Südspanien, Kleinasien, Palästina. *M. griseus* E. Geoffr., Mungos. Ostindien. *Cryptoprocta ferox* Benn., Madagaskar.

Fam. *Hyaenidae.* Hochbeinige Zehenläufer mit devexem Rücken, der eine Mähne trägt. Füße meist vierzehig, mit nicht zurückziehbaren, stumpfen Krallen. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{3}\frac{1}{1}$. *Hyaena crocuta* Erxl., gefleckte Hyäne. Süd- und Ostafrika. *H. hyaena* L. (*striata* Zimm.), gestreifte Hyäne. Südwestasien, Nordafrika. *Proteles cristatus* Sparrm., Erdwolf. Südafrika.

Fam. *Felidae.* Zehengänger von schlankem, zum Sprunge befähigtem Körperbau, mit kurzen Kiefern. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{2}\frac{1}{1}$. Reißzahn und Eckzahn mächtig ausgebildet. Von den beiden Lückenzähnen bleibt der vordere des Oberkiefers verkümmert. Beim Gehen wird das letzte Zehenglied senkrecht aufgerichtet, so daß es den Boden nicht berührt und die Krallen vor Abnutzung gesichert bleiben. *Felis leo* L., Löwe. Afrika, Südwestasien. *F. tigris* L., Tiger. Asien. *F. concolor* L., Silberlöwe, Puma. Amerika. *F. onça* L., Jaguar. Südamerika bis Mexiko. *F. pardus* L., Leopard, Panther. Asien, Afrika. *F. serval* Schreb., Serval, Tigerkatze. Afrika. *F. pardalis* L., Pantherkatze. Amerika. *F. catus* L., Wildkatze. Europa, Westasien. *F. libyca* Ol. (*maniculata* Cretz.), Falbkatze. Nordafrika, Nubien, Kordofan. Stammform der Hauskatze. Doch dürfte bei manchen Hauskatzen die europäische Wildkatze mit in Frage kommen. *Lynx lynx* L., Luchs. Nordeuropa, mitteleurop. Gebirge,

Nordasien. *L. caracal* Güld., Wüstenluchs. Westasien. *Cynailurus jubatus* Erxl., Jagdleopard, Gepard. Süd- und Ostasien, Afrika.

2. Unterordnung. *Pinnipedia.* Wasserbewohnende Raubtiere mit uniformen Backenzähnen; mit Flossenfüßen, deren fünf Zehen durch eine Schwimmhaut verbunden sind und meist rudimentäre Nägel tragen.

Der Körper der Pinnipedien ist vollständig dem Wasserleben angepaßt, langgestreckt, spindelförmig, besitzt vier Flossenfüße und endet mit einem kurzen konischen Schwanz. Der Kopf bleibt im Verhältnisse zum Rumpf auffallend klein, von kugeliger Form, mit aufgewulsteten Lippen und entbehrt meist äußerer Ohrmuscheln. Die Oberfläche des Körpers ist in der Regel mit einer kurzen, aber dicht anliegenden glatten Haarbekleidung bedeckt. Die kurzen Extremitäten enden mit einer breiten Ruderflosse, zu welcher die fünf mit stumpfen oder scharfen Krallen bewaffneten Zehen durch eine Schwimmhaut verbunden sind. Beim Schwimmen wird das vordere Extremitätenpaar an den Leib angelegt und zur Ausführung seitlicher Wendungen auch als Steuer benutzt, während die nach hinten gerichteten Hinterfüße als Ruderflosse dienen.

Im Gebiß sind die Backenzähne gleichartig gebildet, ein Reißzahn fehlt, doch bestehen bei den Seehunden und Walrossen Verschiedenheiten in der Zahnform. Bei ersteren ist das Gebiß zu einem Fangorgan entwickelt, die Backenzähne sind kompreß und mit scharfen Zacken versehen (sekundäre Triconodontie); bei den Walrossen besitzen die Backenzähne flache Kronen. Das Milchgebiß ist rudimentär.

Die Robben nähren sich vorzugsweise von Fischen, die Walrosse von Seetang, Krebsen und Weichtieren, deren Schalen sie mittels der Backenzähne zertrümmern. Die Pinnipedien leben gesellig und sind an kälteren Küstengegenden beider Erdhälften verbreitet.

Fam. *Otariidae.* Die Hinterfüße können nach vorn gekehrt werden. Sohlenflächen nackt. Eine kleine Ohrmuschel vorhanden. *Eumetopias (Otaria) jubata* Schreb., Seelöwe. Nordpaz. Oz. *Arctocephalus ursinus* L., Seebär. Nördl. Still. Oz.

Fam. *Rosmaridae.* Die Hinterfüße können nach vorne gekehrt werden. Äußere Ohren fehlen. Die oberen Eckzähne sind große, wurzellose, nach unten gerichtete Hauer, die Backenzähne sind anfangs stumpf zugespitzt, schleifen sich aber allmählich ab und reduzieren sich später auf drei in jeder Kinnlade, wozu noch in der Oberkinnlade ein nach innen gerückter Schneidezahn kommt. *Rosmarus (Trichechus) rosmarus* L., Walroß. Gebiß des jungen Tieres: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{5}{4}$; im Alter: $\frac{1}{0}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{0}{0}$. Nördl. Atlant. Polarmeer.

Fam. *Phocidae.* Hinterfüße nach hinten gerichtet, nicht nach vorn kehrbar, die Bewegung am Lande erfolgt daher sprungweise mittels des Rumpfes. Äußeres Ohr fehlt. Hand- und Fußsohle behaart. *Cystophora cristata* Erxl., Klappmütze. Das Männchen vermag die Haut an der Nase aufzublasen. Arkt. Atlant. Oz. *Macrorhinus leoninus* L., See-Elefant. Männchen mit kurzem Rüssel. Südsee, Antarkt. *Monachus albiventer* Bodd., Mönchsrobbe. Mittelmeer. *Halichoerus grypus* Nilss. Nordsee. *Phoca vitulina*, Seehund. Gebiß: $\frac{3}{2}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{1}{1}$. *P. groenlandica* Fabr. Nördl. Meere.

7. Ordnung. **Cetacea, Wale.**[1])

Wasserbewohnende monodelphe Säugetiere mit spindelförmigem unbehaarten Leib, flossenähnlichen Vorderfüßen und horizontaler Schwanzflosse, mit geringen inneren Rudimenten hinterer Extremitäten.

Die Wale erscheinen so vollständig an das Wasserleben angepaßt, daß sie sich in Körpergestalt und Skeletgliederung der Fischform nähern (Fig. 1008, 1009). Einzelne Arten erlangen eine kolossale Körpergröße, wie sie nur das Wasser zu tragen und die See zu ernähren imstande ist. Ohne äußerlich sichtbaren Halsteil geht der Kopf in den walzigen Rumpf über, ebenso fehlt eine Sacralregion. Das Schwanzende bildet eine horizontale Hautflosse, zu der auf der Rückenfläche häufig noch eine Fettflosse hinzukommt. Die Haut ist glatt und drüsenlos; die Behaarung fehlt bei den größeren Formen so gut wie vollständig, indem sich hier nur in einigen Fällen an der Oberlippe zeitlebens oder wenigstens während der Fötalzeit (mit Ausnahme von *Monodon* und *Delphinapterus)* Borstenhaare finden. Horntuberkel treten zuweilen in der Gegend der Rückenflosse auf *(Phocaena);* sie werden gleichwie die auf der Rückenlinie von *Neomeris phocaenoides* sich findenden Platten als Reste eines Hautpanzers betrachtet (Kükenthal). Dagegen entwickelt sich in der dicken, mit großen Papillen versehenen Lederhaut, gewissermaßen als Ersatz des mangelnden Pelzes, eine mächtige Fettmasse, die sowohl als Wärmeschutz wie zur Erleichterung des spezifischen Gewichtes dient und nur in der an den Papillarkörper grenzenden Schichte fehlt. An dem oft schnauzenförmig verlängerten Kopfe fehlen stets äußere Ohrmuscheln, die Augen sind auffallend klein und oft in die Nähe des Mundwinkels, die Nasenlöcher auf die Stirn gerückt. Die vorderen Extremitäten stellen kurze, äußerlich ungegliederte Ruderflossen dar, welche nur als Ganzes bewegt werden, die hinteren fehlen als äußere Anhänge gänzlich.

Der Schädel besitzt dem großen, oft schnabelförmig verlängerten Gesichtsteil gegenüber einen nur geringen Umfang und zeigt sich häufig

---

[1]) D. F. Eschricht, Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Leipzig 1849. D. F. Eschricht og J. Reinhardt, Om Nordhvalen. Kjöbenhavn 1861. P. J. van Beneden et P. Gervais, Ostéographie des Cétacés. Paris 1868—1880. M. Weber, Studien über Säugetiere. I. Beitrag zur Anatomie und Phylogenie der Cetaceen. Jena 1886. W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Jena 1889—1893. Die Wale der Arktis. Fauna Arctica. I. Jena 1901. Untersuchungen an Walen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XLV, LI. 1909, 1914. G. Guldberg and F. Nansen, On the Development and Structure of the Whale. I. Bergens Mus. Skrift. V. 1894. O. Abel, Die Morphologie der Hüftbeinrudimente der Cetaceen. Denkschr. Akad. Wien. LXXXI. 1907. L. Freund, Walstudien. Sitzgsber. Akad. Wien. 1912. R. C. Andrews, Monographs of the Pacific Cetacea. I. Mem. Americ. Mus. Nat. Hist. 1914. S. A. Arendsen Hein, Contributions to the Anatomy of Monodon monoceros. Verh. Akad. Amsterdam. 1914. Vgl. außerdem die Schriften von Rapp, Daudt, Turner, Flower u. a.

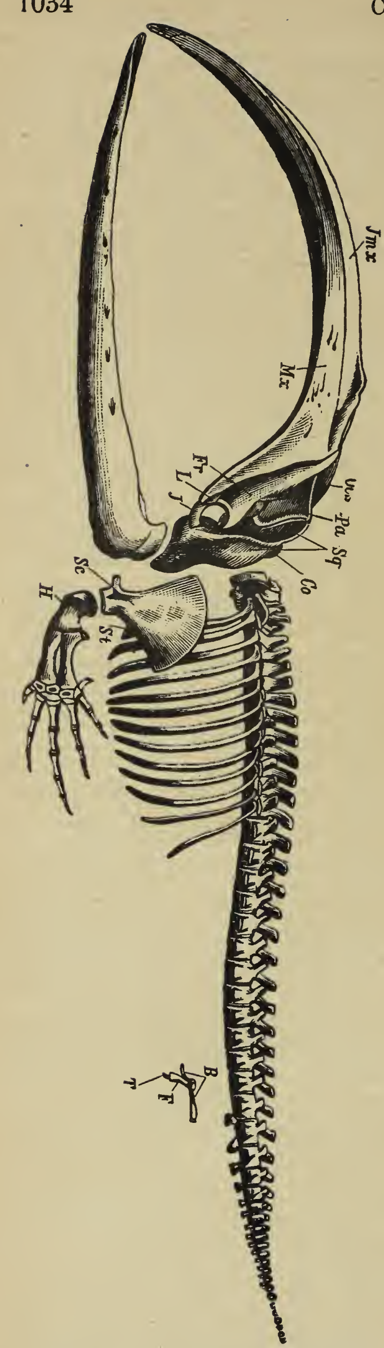


Fig. 1008. Skelet von *Balaena mysticetus* (nach Eschricht und Reinhardt).
Ocs Occipitale, *Co* Condylus occipitalis, *Sq* Squamosum, *Pa* Parietale, *Fr* Frontale, *Jmx* Intermaxillare, *Mx* Maxillare, *J* Jugale, *L* Lacrimale, *St* das bloß mit der ersten Rippe verbundene Sternum, *Sc* Scapula, *H* Humerus, *B* Becken-, *F* Femur-, *T* Tibiarudiment.

asymmetrisch, vorherrschend rechtsseitig entwickelt; seine Knochen liegen, durch freie Schuppennähte gesondert, lose aneinander, die Parietalia erscheinen seitlich abgedrängt, das Felsenbein bleibt von den übrigen Teilen des Schläfenbeins isoliert. Die Nasenbeine erscheinen rudimentär. An der Wirbelsäule sind die Halswirbel verkürzt und die vordersten oder alle miteinander verwachsen. Eine Sacralregion ist nicht unterscheidbar. Bei den *Mystacoceti* hat nur die erste Rippe eine Verbindung mit einem Sternum. Von der hinteren Extremität finden sich fast stets Beckenrudimente, wozu bei Bartenwalen noch ein Femur- und zuweilen ein Tibiarudiment hinzutritt. Die Vorderextremität stellt ein Ruder vor, dessen Skelet durch die unbeweglich verbundenen verkürzten Ober- und Unterarmknochen nebst Carpalia und Handknochen gebildet wird. Die Zahl der Phalangen ist vermehrt (Hyperphalangie). Eine Clavicula fehlt.

Die schnabelartig verlängerten Kiefer tragen entweder sehr zahlreiche konische, gleichartig gestaltete, als Fangzähne ausgebildete Wurzelzähne oder die Bezahnung erscheint in verschiedenem Maße bis zum völligen Schwund reduziert. Im letzteren Falle kommen die Zahnkeime noch im fötalen Leben zur Entwicklung, die aus ihnen entstandenen Zahnrudimente durchbrechen jedoch nie das Zahnfleisch und werden vor der Geburt resorbiert (Bartenwale). Das Gebiß der Wale soll dem Milchgebiß entsprechen. Bei den Bartenwalen treten substituierend für das ausgefallene Gebiß am Gaumen hornige, transversal gestellte Platten, die *Barten,* auf (Fig. 976). Die einfache oder doppelte Nasenöffnung ist mehr oder minder hoch hinauf auf den Scheitel gerückt und führt senkrecht absteigend in die Nasenhöhle, welche als paariger, hinten einfacher Nasenkanal absteigt und am Gaumensegel vom Schlunde durch einen

Schließmuskel abgeschlossen werden kann. Die Ansicht, daß die Wale durch die Nasenöffnungen (Spritzlöcher) Wasser ausspritzen, hat sich als irrtümlich herausgestellt; es ist der ausgeatmete, in Form einer Rauchsäule sich verdichtende Wasserdampf, der zu der Täuschung eines ausgespritzten Wasserstrahles Veranlassung gab. Die Zunge ist nicht vorstreckbar. Die sehr geräumigen ungelappten Lungen erstrecken sich ähnlich wie die Schwimmblase der Fische weit nach hinten und bedingen wesentlich mit die horizontale Lage des Rumpfes im Wasser; auch das Zwerchfell nimmt eine entsprechend horizontale Lage ein. Dem meist röhrenförmigen Kehlkopf fehlen Stimmbänder. Sackartige Erweiterungen an der Aorta und Pulmonalarterie sowie die sog. Schlagadernetze mögen dazu dienen, beim Tauchen der Atemnot einige Zeit lang vorzubeugen.

Die Hoden liegen hinter den Nieren innerhalb der Bauchhöhle. Die Weibchen gebären ein einziges (die der kleineren Arten selten zwei) verhältnismäßig weit vorgeschrittenes Junges, welches noch längere Zeit der mütterlichen Pflege bedarf. Die beiden Zitzen der Milchdrüsen liegen in der Inguinalgegend. Der Uterus ist zweihörnig, die Placenta diffus.

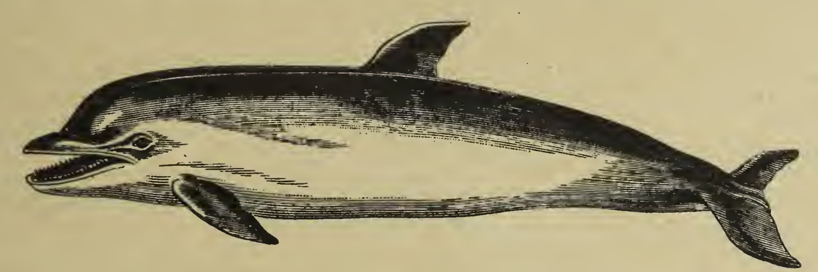


Fig. 1009. *Delphinus delphis* (aus règne animal). $^1/_{20}$

Die Wale leben meist gesellig, zuweilen in Herden vereinigt; die kleineren suchen gern die Küsten auf und gehen auf ihren Wanderungen selbst in die Flußmündungen, die größeren lieben mehr das offene Meer und die kalten Gegenden. Beim Schwimmen, das sie mit großer Meisterschaft und Schnelligkeit ausführen, halten sie sich in der Regel nahe an der Oberfläche. Die riesigen Bartenwale, welche den am Gaumen aus den Barten gebildeten Seihapparat tragen, ernähren sich von kleinen Seetieren, Nacktschnecken, Quallen, die Odontoceti mit ihrem gleichförmigen Raubgebiß von Cephalopoden, Fischen. Der Ursprung der Wale dürfte in Creodontien zu suchen sein.

1. Unterordnung. *Mystacoceti,* Bartenwale. Mit Barten, Kiefer zahnlos (Fig. 976). Schädel symmetrisch, mit zwei Nasenlöchern.

Fam. *Balaenidae,* Glattwale. Rostrum schmal und stark gebogen. Bauchhaut glatt. Handflosse breit. *Balaena mysticetus* L., Grönlandwal. Bis 20 Meter lang. Vornehmlich Gegenstand des Walfischfanges. Arkt. Meere. *B. glacialis* Bonnat. (*biscayensis* Eschr.). Nördl. Atl. Oz. *B. australis* Desmoul. Südl. Atl. Oz.

Fam. *Balaenopteridae,* Furchenwale. Rostrum flach. Zahlreiche Längsfalten der Haut in der Kehlgegend (Kehlfurchen). Handflosse schmal. *Megaptera nodosa*

Bonnat. (*longimana* Rud., *boops* auct.), Buckelwal. *Balaenoptera acuto-rostrata* Lac., Zwergwal. *B. borealis* Less., Seiwal. *B. musculus* L. (*sibbaldi* Gray), Blauwal, 25—30 Meter lang. *B. physalus* L. (*musculus* auct.), Finnwal. Alle nordatlant.

2. Unterordnung. *Odontoceti*, Zahnwale. Mit zahlreichen oder einzelnen Zähnen, ohne Barten. Nur ein Nasenloch. Schädel asymmetrisch.

Fam. *Physeteridae.* Kopf von enormer Größe, bis zum Vorderende aufgetrieben durch Ansammlung flüssigen Fetts (Walrat). Oberkiefer zahnlos, Unterkiefer mit großen konischen Zähnen. Leben von Tintenfischen. *Physeter macrocephalus* L., Kaschelot, Pottwal. Darmkonkremente liefern die wohlriechende graue Ambra. In allen gemäßigten und warmen Meeren. *Hyperoodon rostratus* Müll., Dögling. Mit zwei Zähnen im Unterkiefer. Nordatlant., Mittelmeer.

Fam. *Platanistidae*, Flußdelphine. Zahlreiche Zähne in beiden Kiefern. Kopf äußerlich vom Körper durch eine halsartige Einengung abgesetzt. Handflosse breit und abgestutzt. Leben in Flüssen. *Platanista gangetica* Lebeck. In Flüssen Ostindiens. *Inia geoffroyensis* Blainv. In Flüssen Südamerikas.

Fam. *Delphinapteridae.* Kopf gerundet. Schnauze stumpf. Handflosse klein und breit. Dorsalflosse fehlt. *Delphinapterus leucas* Pall., Weißwal, Beluga. Zehn Zähne in jeder Kieferhälfte, hinfällig. *Monodon monoceros* L., Narwal. Im Oberkiefer nur zwei nach vorne gerichtete Zähne, die im weiblichen Geschlechte klein bleiben, von denen aber der eine (meist linksseitig) im männlichen Geschlecht zu einem kolossalen, schraubenförmig gefurchten Stoßzahn wird. Die übrigen kleinen Zähne beider Kiefer fallen früh aus. Arkt. Meere.

Fam. *Delphinidae.* Beide Kiefer mit gleichgestalteten Kegelzähnen, jedoch nicht immer in ganzer Länge bewaffnet. Handflosse sichelförmig, Rückenflosse vorhanden. *Neomeris phocaenoides* Cuv. Ind. Oz. *Phocaena phocaena* L., Braunfisch. Nur 1½ Meter lang. Steigt in die Flußmündungen und lebt von Fischen. Nordatlant., Nordpazif. *Orca orca* L. (*gladiator* Bonnat.), Butzkopf, Schwertwal. Rückenflosse sehr hoch, schwertähnlich. In allen Meeren. *Globicephalus melas* Traill (*globiceps* Cuv.), Grind. Nordatlant., Südpazif. Oz. *Delphinus delphis* L., Delphin. In allen Meeren (Fig. 1009). *Tursiops tursio* Fabr., Tümmler. Weit verbreitet.

8. Ordnung. **Ungulata, Huftiere.**[1])

Monodelphe, meist große Landsäugetiere, deren verbreiterte Endphalangen der Extremitäten Hufe tragen.

Die Ordnung der Ungulaten umfaßt eine große Zahl in Bau und Erscheinung wohl gesonderter Gruppen meist großer Landsäugetiere, deren Zusammengehörigkeit jedoch durch fossile Formen hergestellt wird. Der in der Regel große Körper wird von hohen Extremitäten getragen, die zu einer raschen Lokomotion auf dem Erdboden befähigen. Die Spitzen der Finger und Zehen sind mit plumpen breiten Nägeln (Halbhufen) oder mit Hufen ausgestattet, die die Endphalange umschließen. Mit der Fähigkeit rascher Lokomotion hängt zusammen, daß die Huftiere Zehengänger oder

---

[1]) E. D. Cope, The Classification of the Ungulate Mammalia. Proc. Amer. Philos. Soc. 1882. H. F. Osborn, The evolution of the Ungulate foot. Trans. Amer. Philos. Soc. 1889. L. Rütimeyer, Beiträge zur vergleichenden Odontographie der Huftiere. Verh. naturf. Ges. Basel 1863. W. Kowalevski, Monographie der Gattung Anthracotherium etc. Palaeontographica 1876. M. Schlosser, Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere. Morph. Jahrb. XII. 1886. F. Leuthardt, Ueber die Reduktion der Fingerzahl bei Ungulaten. Zool. Jahrb. V. 1891.

Spitzengänger (unguligrad) sind, zugleich meist eine Reduktion der Zehenzahl, Verlängerung das Metacarpus und Metatarsus aufweisen (Fig. 972). Die ursprünglich reihenweise (seriale) Anordnung der Wurzelknochen *(Taxeopodie)* ist bei den *Hyracoidea* (Fig. 1012) und *Proboscidea* (von manchen Forschern bei diesen als sekundär betrachtet) zu finden; sie hat bei den *Perissodactylen* und *Artiodactylen* eine Änderung durch Verkeilung und Verschiebung erfahren, womit größere Festigkeit und Stützkraft erreicht wurde. Diese sog. *Diplarthrie* kommt im Fußwurzelskelet durch die Artikulation des Astragalus (Talus) mit dem Naviculare und Cuboideum zum Ausdruck (Fig. 1010), während bei taxeopoder Anordnung der Tarsalia der Astragalus bloß mit dem Naviculare artikuliert (Fig. 1012 *b*).

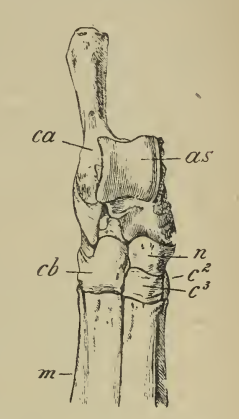
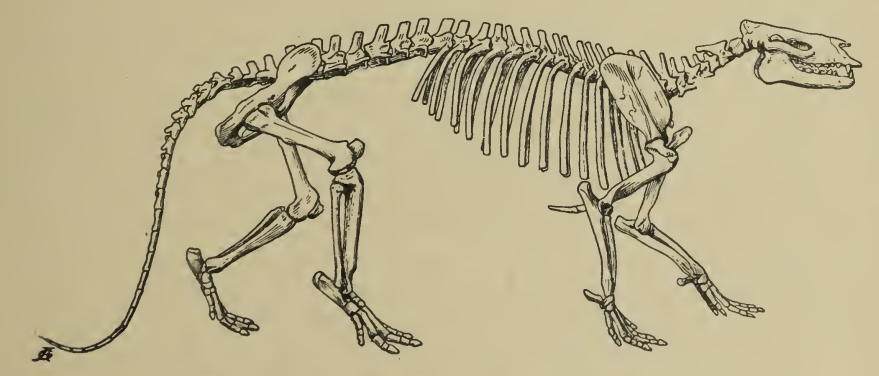


Fig. 1010. Rechter Tarsus von *Sus scrofa* (nach Flower). *ca* Calcaneus, *as* Astragalus, *cb* Cuboideum, *n* Naviculare, *c*² *c*³ Cuneiformia, *m* Metatarsalia.

Bei den lebenden Huftieren mit Diplarthrie tritt eine Reduktion der Finger und Zehen ein, indem zunächst die innere Zehe, beziehungsweise Finger bis zum völligen Schwunde zurücktrat. Mit dieser und der weiter fortschreitenden Reduktion machte sich ein Gegensatz in dem Größenverhältnisse der zurückbleibenden Zehen geltend, indem in der einen Reihe die Mittelzehe an Umfang bedeutend prävalierte und die ganze Last des Körpers in der Verlängerung der Extremitätensäule stützte *(Perissodactyla)*; in der anderen Reihe übernahmen Mittel- und vierte Zehe gleichmäßig dieselbe Funktion und gelangten zu gleichgroßem, bedeutendem Umfang *(Artiodactyla)*. Auch ist im ersten Falle die Zahl


Fig. 1011. *Phenacodus primaevus* (nach Osborn). 1/17

der Zehen in der Regel eine unpaare, im letzteren eine paarige. Eine Clavicula fehlt stets. Die Huftiere sind größtenteils Pflanzenfresser, manche omnivor. Die Backenzähne haben breite höckerige oder jochige Kronen (Fig. 978 *b*, *c*).

1. Unterordnung. *Condylarthra.* Ausgestorbene Ungulaten mit beinahe taxeopodem Fußbau, mit fünf Fingern und Zehen. Gebiß vollständig, mit mehr omnivorenähnlichem Verhalten der Molaren.

Die Condylarthra (Fig. 1011) sind die ursprünglichsten Huftiere, die dem ältesten Tertiär angehören. Ihre Extremitäten besaßen noch fünf Finger und fünf Zehen, von denen die äußeren schon sehr klein waren. Stehen zwischen Huftieren und Fleischfressern, und zwar den Creodontien am nächsten. Der Oberarm ist in seinem unteren Teile über dem Epicondylus ähnlich wie bei den Creodontien und Carnivoren durchbohrt. Ulna und Fibula sehr kräftig. Im Tarsus artikuliert der Astragalus nur mit dem Naviculare. Die Carpalien sind beinahe serial angeordnet mit Centrale carpi. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$. Incisiven und Caninen ähnlich wie bei den Creodontien, Backenzähne ähnlich wie bei Omnivoren. Die Praemolaren sind von ziemlich einfachem Bau, die Molaren trituberkulär oder vier- bis sechshöckerig. Auch Schädel, Scapula, Becken und Astragalus zeigen Anklänge an die Carnivoren. Wahrscheinlich sind aus diesen vornehmlich im Eocän Nordamerikas gefundenen Huftieren *(Phenacodus, Periptychus, Meniscotherium)* die Perissodactyla und Artiodactyla hervorgegangen, während sie selbst sowohl in Schädelform und Gebiß, als in der Gestaltung der Extremitäten und deren Bewaffnung mit nagelähnlichen Hufen auf Fleischfresser als Ausgangsformen hinweisen.

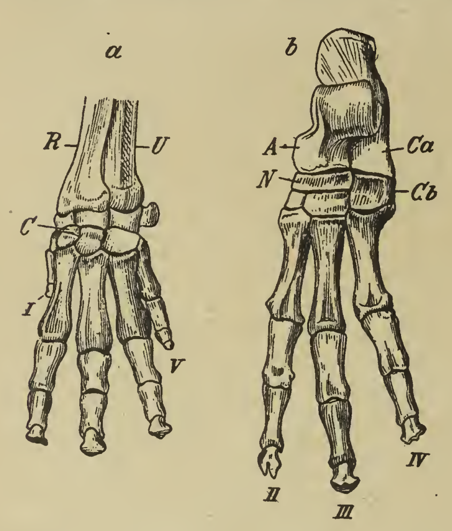


Fig. 1012. *a* Vorder-, *b* Hinterfuß von *Procavia (Dendrohyrax) arborea* (nach Zittel). *R* Radius, *U* Ulna, *C* Centrale, *A* Astragalus, *Ca* Calcaneus, *Cb* Cuboideum, *N* Naviculare, *I—V* 1.—5. Finger (Zehe).

2. Unterordnung. *Hyracoidea (Lamnungia)*, Klippschliefer.[1]) Kleine Ungulaten mit äußerlich vierzehigen Vorder- und dreizehigen Hinterfüßen, deren Endphalangen breite Nägel tragen. Fußbau taxeopod. Gebiß mit wurzellosen oberen Schneidezähnen, Backenzähne lophodont.

Die Klippschliefer sind kleine, dem Bobak ähnliche Huftiere. Der Körper (Fig. 1013) ist dicht behaart, gestreckt, mit bis 29 Dorsolumbalwirbeln, die Vorderfüße sind äußerlich vierzehig, doch ist außerdem noch

---

[1]) J. F. Brandt, Untersuchungen über die Gattung der Klippschliefer. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1869. H. George, Monographie anat. des Mammifères du genre Daman. Paris 1875. O. Thomas, On the species of the Hyracoidea. Proc. Zool. Soc. London 1892. Vgl. ferner die Arbeiten von Adloff, Lonsky, Turner u. a.

ein rudimentärer Daumen vorhanden, die hinteren dreizehig (Fig. 1012), mit ebensoviel breiten Nägeln versehen; an der inneren Zehe des hinteren Fußes ist der Nagel krallenartig. Die Tiere sind Sohlengänger. In dem Bau des Fußes verhalten sie sich taxeopod: Der Carpus enthält ein Centrale. Auch die Artikulation des Astragalus mit der Fibula weist auf ein altes Verhalten hin. Im Gebisse fehlen die Eckzähne; von den Schneidezähnen findet sich nur ein oberer, derselbe ist wurzellos und nagezahnähnlich; im Unterkiefer sind zwei Schneidezähne vorhanden. Die sieben Backenzähne schließen sich am nächsten jenen der Rhinoceroten an. Die ersten Praemolaren fallen früh aus. Von inneren Organen ist ein Paar von Blindsäcken im Verlaufe des Colons hervorzuheben. Der Uterus ist zweihörnig, die Placenta zonar.



Fig. 1013. *Procavia syriaca* (Original). 1/6

Die Hyracoideen leben gesellig in felsigen Gegenden, manche auf Bäumen und klettern gewandt. Sie repräsentieren in der heutigen Tierwelt eine alte Ungulatenform, die mit den Condylarthra nahe verwandt ist.

Fam. *Procaviidae.* Mit den Charakteren der Unterordnung. Gebiß: $\frac{1}{2}\frac{0}{0}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$. *Procavia (Hyrax) capensis* Pall., Daman. Südafrika. *P. syriaca* Schreb., vielleicht der Saphan des Alten Testaments. Syrien, Palästina, Sinaihalbinsel (Fig. 1013). *P. abyssinica* H. E. Abessinien. *P (Dendrohyrax) arborea* A. Smith. Südostafrika.

3. Unterordnung. *Proboscidea,* Rüsseltiere.[1]) Große Ungulaten mit langem, beweglichem Rüssel, mit fünfzehigen Klumpfüßen und kleinen Hufen. Hand- und Fußwurzelknochen serial angeordnet. Eckzähne fehlen, die oberen Schneidezähne zu großen Stoßzähnen entwickelt, Backenzähne groß, zusammengesetzt.

---

[1]) W. A. Forbes, On the anatomy of the African Elephant. Proc. Zool. Soc. London 1879. L. C. Miall and Greenwood, Anatomy of the Indian Elephant. Journ. Anat. Phys. XII. XIII. 1878—1879. M. Watson, On the anatomy of the female organs of the Proboscidea. Trans. Zool. Soc. London. XI. 1881. H. C. Chapman, The placenta and generative apparatus of the Elephant. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. VIII. 1881. C. Röse, Ueber den Zahnbau und Zahnwechsel von Elephas indicus. Morph. Arb. III. 1893. W. Salensky, Zur Phylogenie der Elephantiden. Biol. Centralbl. XXIII. 1903. C. W. Andrews, On the Evolution of the Proboscidea. Philos. Transact. Roy. Soc. London 1904. J. E. V. Boas u. S. Paulli, The Elephants Head. I. Jena 1908. K. Toldt jun., Über die äußere Körpergestalt eines Fetus von Elephas maximus. Denkschr. Akad. Wien. 1913. Vgl. ferner die Schriften von Mayer, M. Weber, Weithofer, A. v. Mojsisovics u. a.

Die Probosciden, zu denen die Elefanten gehören, sind die größten lebenden Landtiere und repräsentieren eine isoliert stehende Ungulatengruppe.

Die dicke Haut erscheint durch Falten gefeldert und nur spärlich mit Haaren besetzt, die an dem Schwanze borstenartig sind und zu einem Büschel sich häufen. Der Kopf ist kurz und hoch, durch Höhlen in den Stirn- und Parietalknochen aufgetrieben, mit überaus verkürzten und hohen Kiefern (Fig. 1014) und mit langem, beweglichem Rüssel. Das Hinterhaupt fällt steil, fast senkrecht ab. Besonders mächtig sind die senkrecht gestellten Zwischenkiefer mit ihren großen wurzellosen Stoßzähnen, denen frühzeitig ausfallende Milchzähne vorausgehen. Eckzähne fehlen. Backenzähne finden sich in jedem Kiefer bloß sechs (drei Praemolaren, die dem Milchgebisse angehören, und drei Molaren), von denen jedoch nur einer oder zwei in jedem Kiefer gleichzeitig vorhanden sind, indem die hinteren, an Größe und Zahl der Lamellen zunehmenden Zähne erst hervortreten, wenn die vorderen ausgefallen sind. Die Backenzähne sind groß und besitzen zahlreiche hohe lamelläre Querjoche, die durch Zement verbunden sind.

Fig. 1014. Schädel von *Elephas maximus (indicus)* im Längsschnitt (nach Owen).
C Höhle zur Aufnahme des Gehirns, *N* Nasenöffnung, *Z* Zwischenkiefer, M_1 abgenutzter, M_2 funktionierender, M_3 nachrükkender Backenzahn, *S* Stoßzahn, im Basalteile durchschnitten.

Die walzenförmigen Extremitäten enden mit fünf bis auf die kleinen nagelartigen Hufe verbundenen Zehen. Nach Lage der Skeletteile sind die Elefanten Zehengänger, doch entwickelt sich als weitere Stütze des Fusses an der Hinterseite der Finger und Zehen ein dickes elastisches Polster unterhalb der breiten verhornten Sohlenfläche, mit welcher die Extremitäten nach unten abschließen. Im Skelet erscheinen Hand- und Fußwurzelknochen reihenweise angeordnet (taxeopoder Bau). Ein Centrale carpi ist nur in der Jugend getrennt erhalten. Auch ist die Artikulation der Fibula mit dem Calcaneus hervorzuheben.

Charakteristisch für die Elefanten ist der Rüssel, der aus der äußeren Nase und der Oberlippe hervorgeht und ein sehr bewegliches muskulöses Greiforgan mit einem fingerartigen Fortsatz an der Spitze bildet. Die Hoden behalten eine ursprüngliche Lage in der Nähe der Niere. Die Weibchen besitzen einen zweihörnigen Uterus und brustständige Zitzen. Die Placenta ist gürtelförmig.

Die Elefanten leben in Herden und bewohnen feuchte, schattige Gegenden im heißen Afrika und Indien. Die hohen geistigen Fähigkeiten machen den Elefanten zu einem zähmbaren, äußerst nützlichen Tiere, das schon im Altertume zum Lasttragen, auf der Jagd und im Kriege verwendet wurde.

Fam. *Elephantidae,* Elefanten. Mit den Charakteren der Unterordnung. *Elephas africanus* Blbch. Afrika südl. der Sahara. *E. maximus* L. (*indicus* L.). Südostasien.

4. Unterordnung. *Perissodactyla,* Unpaarzeher.[1]) Ungulaten mit diplarthralem Fußbau, mit vorwiegend entwickelter Mittelzehe und meist



Fig. 1015. *Tapirus terrestris* (mit Benützung mehrerer Abbildungen). $^1/_{16}$

unpaarer Zehenzahl, mit vollständig bezahntem Gebiß und lophodonten oder selenolophodonten Backenzähnen.

Der Hauptcharakter der Perissodactylen liegt in der umfänglichen Entwicklung des 3. Fingers und der 3. Zehe, welche zur Hauptstütze des Körpers werden (Fig. 972 *e, f*). Die Zehenzahl ist fast stets eine ungerade. Dies gilt durchaus für die hintere Extremität, während an der vorderen auch 4 Finger *(Tapir)* auftreten. Die neben der Mittelzehe stehenden Finger und Zehen sind kleiner und schwinden bei den *Equiden* bis auf die als sog. Griffelbeine sich erhaltenden Metacarpalia und Metatarsalia (Fig. 6).

---

[1]) G. Cuvier, Recherches sur les ossements fossiles. Paris 1846. L. Rütimeyer, Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde. Basel 1863. J. Murie, On the Malayan Tapir. Journ. Anat. Physiol. V. 1872. W. N. Parker, On some points in the anatomy of the Indian Tapir. Proc. Zool. Soc. London 1882. J. B. Hatcher, Recent and fossil Tapirs. Americ. Journ. Sc. 1896. R. Owen, Anatomy of the Indian Rhinoceros. Transact. Zool. Soc. London IV 1850. F. E. Beddard and F. Treves, On the anatomy of Rhinoceros sumatrensis. Proc. Zool. Soc. 1889. Vgl. ferner die Schriften von d'Alton, Leisering, Nehring, Garrod, Mayer, Sclater, Flower, George, Salensky u. a.

In ihrer äußeren Erscheinung bieten die Perissodactylen ziemliche Verschiedenheiten.

Das Gebiß ist vollständig, doch kann der Eckzahn fehlen. Die Backenzähne sind lophodont oder selenolophodont. Die drei letzten Praemolaren gleichen den Molaren und liegen in geschlossener Reihe; der erste Praemolar erfährt eine Reduktion und schwindet schließlich.

Der Uterus ist zweihörnig, die Zitzen liegen inguinal. Die Placenta ist diffus. Alle sind Pflanzenfresser.

Fam. *Tapiridae,* Tapire. Mittelgroße, kurz behaarte Huftiere, deren mittelhohe Vorderbeine mit vier, die Hinterbeine mit drei Zehen enden. Die Schnauze endet mit kurzem nacktem Rüssel. Schwanz sehr kurz. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{3}\frac{3}{3}$ von relativ ursprünglichem Typus. Die Backenzähne mit zwei Querjochen (Fig. 978 *b*). *Tapirus terrestris* L. (*americanus* Briss.), Anta. Südamerika (Fig. 1015). *T. indicus* Cuv., Schabrakentapir. Ostasien, Sumatra.

Fam. *Rhinocerotidae,* Nashörner. Große plumpe Tiere mit außerordentlich dicker, oft durch Falten in größere Felder geteilter Haut und reduzierter Behaarung, mit einem oder zwei und dann hintereinander stehenden Hörnern (Epidermoidalbildungen) auf dem stark gewölbten Nasenbeine. Schwanz mäßig lang. Die niedrigen Extremitäten enden mit 3 Fingern und Zehen. Gebiß: $\frac{1-2}{1}\frac{0}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$. Schneidezähne in der Zahl variabel, meist hinfällig. Der obere Eckzahn fehlt stets. Die Backenzähne sind lophodont, der vorderste fällt früh aus. *Rhinoceros sondaicus* Desm. (*javanus* Cuv.). Südasien bis Java. *R. unicornis* L. (*indicus* Cuv.). Nepal, Assam. Beide mit einem Horn. *Dicerorhinus sumatrensis* Cuv. Malakka, Sumatra, Borneo. *Diceros bicornis* L. Süd- und Zentralafrika. *D. simus* Busch. Zentralafrika. Alle mit zwei Hörnern.

Fam. *Equidae (Solidungula),* Pferde. Hochbeinige schlanke Huftiere, die nur mit dem starken, von breitem Hufe umgebenen Endgliede (Hufbein) der Mittelzehe den Boden betreten (Fig. 972 *f*). Die zweite und vierte Zehe sind auf die Metacarpal- und Metatarsalknochen (Griffelbeine) reduziert. Körper behaart. Schwanz mäßig lang, zuweilen lang behaart. Das Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$ (Fig. 1016). Die Schneidezähne, die sich in geschlossener Bogenlinie aneinanderfügen, zeichnen sich durch die querovale Grube ihrer Kaufläche aus. Eckzähne sind in beiden Kiefern gewöhnlich nur im männlichen Geschlecht vorhanden und bleiben kleine, kegelförmige „Haken". Die Backenzähne sind selenolophodont. Der erste Praemolar, gewöhnlich nur oben, bleibt rudimentär und fällt früh aus. Die Tiere leben in Herden und bewohnen vornehmlich die Steppen von Asien und Afrika. *Equus caballus* L., Hauspferd. Lebend nur im domestizierten Zustande bekannt. Die verschiedenen Rassen leiten sich von wenigstens zwei Wildpferden ab, von denen eines den leicht gebauten orientalischen und osteuropäischen Pferden, das andere dem occidentalen schweren Pferde (norischen, deutschen etc.) den Ursprung gab. Nicht selten tritt bei verschiedenen Rassen des Hauspferdes in der Fußbildung ein Rückschlag ein, indem sich das innere Griffelbein des Vorderfußes in eine Afterzehe fortsetzt. Sehr selten sind Pferde mit zwei Afterzehen (Hipparionfüßen) beobachtet worden. (Rückschlag in der Färbung, Rücken- und Schulterstreifen.) *E. przewalskii* Poljakoff. Dsungarei. *E. hemionus* Pall. Dschiggetai, Halbesel. Südl. Sibirien, Turkestan, Mongolei. *E. onager* Briss., Kulan. Afghanistan, Nordostindien, Persien. *E. asinus* L. (*africanus* Fitz., *taeniopus* Hgl.), Wildesel. Nordostafrika. Domestiziert der Hausesel. *E. (Hippotigris) zebra* L., Zebra. *E. burchelli* Gray, Südafrika. *E. quagga* Gm., Quagga. Südafrika. Gegenwärtig ausgerottet.

5. Unterordnung. *Artiodactyla*, Paarzeher.[1]) Ungulaten mit diplarthralem Fußbau, mit vorwiegender, gleichmäßig starker Entwicklung der dritten und vierten Zehe, mit paariger Zehenzahl. Gebiß häufig reduziert. Backenzähne bunodont oder selenodont.

Die Artiodactylen lassen unter den heute lebenden Formen zwei große Gruppen unterscheiden, von denen für die eine das Wiederkauen der Nahrung eigentümlich ist. Diesen *Ruminantia* stehen die *Nonruminantia* gegenüber. Letztere sind plumpe, schwer gebaute Formen mit niedrigen Beinen, dicker Haut und spärlichem, straffem Borstenkleid, erstere schlank und grazil, hochbeinig, mit dichtem, eng anliegendem Haarkleid.

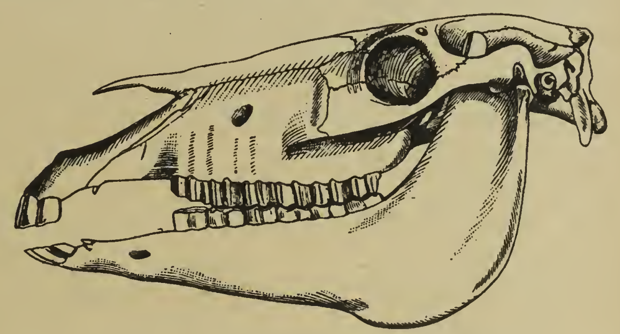


Fig. 1016. Schädel von *Equus caballus*.

In der Bildung des Fußes ist den Artiodactylen eigentümlich, daß die Zahl der Finger und Zehen eine paarige ist und der 3. sowie 4. Finger und Zehen die Stütze des Körpers bilden (Fig. 972 *c, d*). Bei *Hippopotamus* nehmen noch die 2. und 5. Zehe beim Auftreten an der Unterstützung des Körpers teil. Sonst rücken letztere rudimentär geworden nach hinten und berühren als Afterzehen den Boden nicht mehr oder schwinden vollständig (Giraffen, Kameel). Mit Ausnahme von *Hippopotamus*, bei dem der 3. Finger gegenüber dem 4. etwas länger ist, sind diese zwei Finger und Zehen gleich stark entwickelt. Auch erfahren die betreffenden Mittelhand- und Mittelfußknochen eine ansehnliche Länge,

---

[1]) Außer den Schriften von Sundevall, Brooke, Owen, Garrod, Lönnberg, Panceri, Stehlin, Keibel, Chapman u. a. vgl. A. Milne Edwards, Recherches anatomiques, zoolog. et paléont. sur la famille des Chevrotains. Ann. sc. nat. 1864. L. Rütimeyer, Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes. Denkschr. Schweiz. naturf. Ges. 1867—1868. Beiträge zu einer natürlichen Geschichte der Hirsche. Abh. Schweiz. palaeont. Ges. 1881, 1883. L. Lombardini, Sui Cammelli. Pisa 1879. J. E. V. Boas, Zur Morphologie des Magens der Kameliden und der Traguliden etc. Morph. Jahrb. XVI. 1890. R. Lydekker, The deer of all lands. London 1898. Wild oxen, sheep and goats of all lands. London 1898. Catalogue of the Ungulate Mammals in the Collection of the Brit. Museum. I. London 1913. R. Lydekker u. G. Blaine. II. 1914. P. L. Sclater and O. Thomas, The Book of Antelopes. 4 Thle. London 1894—1900. P. Gratiolet, Recherches sur l'anatomie de l'Hippopotame. Paris 1867. H. v. Nathusius, Vorstudien für die Geschichte und Zucht der Hausthiere, zunächst am Schweineschädel. Berlin 1884. M. de Rothschild et H. Neuville, Recherches sur l'Okapi et les Giraffes etc. Ann. sc. nat. Paris 1909. K. Toldt jun., Äußerliche Untersuchung eines neugebornen Hippopotamus amphibius etc. Denkschr. Akad. Wien. 1915.

legen sich fest aneinander oder verschmelzen zu einem einfachen langen Knochen (Canon), wie bei den *Ruminantia.*

Das Gebiß ist bei *Sus* noch vollständig. Sonst tritt eine Reduktion der oberen Schneidezähne und zuweilen der oberen Eckzähne ein. Im Unterkiefer sind die Schneidezähne stets vollständig erhalten. Von Backenzähnen finden sich in der Regel drei Praemolaren und drei Molaren; die Praemolaren weichen von letzteren in ihrer Ausbildung ab. Die Krone der Backenzähne ist entweder bunodont oder selenodont (Fig. 978 *c*). Der Eckzahn ist zuweilen wurzellos (Suiden, *Moschus* u. a.)

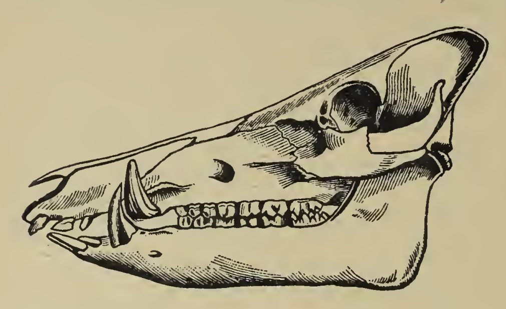


Fig. 1017. Schädel von *Sus scrofa.*

Von den übrigen Merkmalen ist die Komplikation des Wiederkäuermagens hervorzuheben. Die Zitzen sind inguinal, seltener abdominal. Der Uterus ist zweihörnig, die Placenta diffus *(Nonruminantia, Tylopoda, Traguloidea)* oder mit Cotyledonen (übrige *Ruminantia*) (Fig. 1020).

1. Sektion. *Nonruminantia,* Nichtwiederkäuer. Backenzähne bunodont, Eckzähne stets vorhanden (Fig. 1017). Magenform einfach. Die Metatarsalia und Metacarpalia der 3. und 4. Zehe nicht verschmolzen (Fig. 972 *c*).

Fam. *Hippopotamidae (Obesa).* Von plumper Gestalt, Kopf mit breiter, stumpfer, angeschwollener Schnauze. Die kurzen Beine besitzen 4 Zehen, die alle den Boden berühren. Haut sehr dick, mit spärlichem Borstenkleid. Gebiß: $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$. Die unteren Schneidezähne und die Eckzähne sind wurzellos. Lebensweise amphibiotisch. *Hippopotamus amphibius* L. Nilpferd, Flußpferd. Afrika südl. der Sahara.

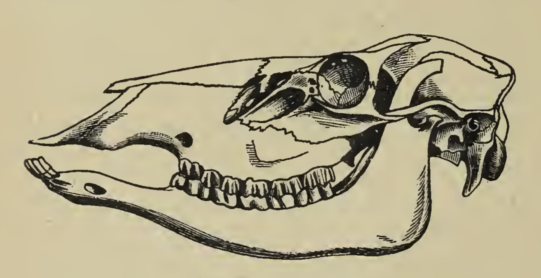


Fig. 1018. Schädel von *Cervus canadensis.*

Fam. *Suidae,* Schweine. Mit meist wenig dichtem Borstenkleid und kurzrüsseliger Schnauze. Das Gebiß (Fig. 1017) besitzt alle Zahnarten, doch ist die Zahnreihe nicht vollkommen geschlossen. Die Schneidezähne stehen schräg horizontal und erfahren in einzelnen Gattungen eine Reduktion. Die wurzellosen Eckzähne stark verlängert, dreiseitig, im männlichen Geschlecht als „Hauer“ gewaltige Waffen. Nur die 3. und 4. Zehe berühren den Boden, während die kleineren Außenzehen als Afterzehen nach hinten liegen (Fig. 972 *c*). Sind omnivor. *Sus scrofa* L., Wildschwein. Gebiß: $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$. In weiter Verbreitung. Stammform einer großen Zahl von Rassen des Hausschweines, wogegen die Hausschweine von Ostasien sowie das neapolitanische, ungarische, andalusische Schwein, das kleine Bündtnerschwein und das Torfschwein aus der jüngeren Steinzeit der Schweizer Pfahlbauten auf *Sus vittatus* Müll. Schl. von Java, Sumatra zurückzuführen ist. Doch hat auch Mischung beiderlei zahmer Rassenformen stattgefunden. *Potamochoerus larvatus* F. Cuv., Larvenschwein. Madagaskar. *P. porcus*

L. Westafrika. *Babirussa babirussa* L., Hirscheber. Celebes. *Phacochoerus africanus* Gm., afrikanisches Warzenschwein. Mittelafrika. *P. aethiopicus* L. Südafrika. *Tayassus (Dicotyles) tajacu* L. (*torquatus* Cuv.), Nabelschwein, Pekari. Amerika. *T. albirostris* Ill. (*labiatus* Cuv.), Bisamschwein. Zentral- und Südamerika.

2. Sektion. *Ruminantia,* Wiederkäuer. Backenzähne selenodont (Fig. 978 *c*). Gebiß unvollständig, indem meist die oberen Schneidezähne fehlen und dann auch die Eckzähne nicht mehr vorhanden sind (Fig. 1018). Im Unterkiefer sechs schaufelförmige Schneidezähne, unterer Eckzahn meist schneidezahnartig ausgebildet. Magen kompliziert, mit Schlundrinne. Metacarpalia und Metatarsalia der 3. und 4. Zehe verschmelzen zum Canon (Fig. 972 *d*).

Physiologisch und anatomisch charakterisieren sich die Ruminantien durch das Wiederkauen und die hierauf bezügliche Bildung des Magens. Die Nahrung besteht überall aus vegetabilischen Substanzen, welche nur geringe Mengen von Eiweißstoffen enthalten und daher in großen Quantitäten aufgenommen werden müssen. In dieser Beziehung erscheint die Arbeitsteilung zwischen Erwerb und Aufnahme der Nahrung einerseits und Mastikation andererseits als eine vorteilhafte, bei anderen Säugetieren sonst nicht vorkommende Einrichtung. Das Abrupfen und Eintragen der Nahrung fällt der Zeit nach mit der freien Bewegung, das Kauen und Zerkleinern mit dem Ausruhen zusammen. Die Fähigkeit des Wiederkauens beruht auf dem komplizierten Bau des Magens, welcher aus vier eigentümlich verbundenen Abteilungen besteht (Fig. 1019). Die nur oberflächlich gekaute, grobe Speise gelangt zunächst in die erste und größte sackförmige Magenabteilung, den Pansen *(Rumen).* Von hier tritt dieselbe in den kleinen Netzmagen *(Reticulum)* über, welcher als ein kleiner rundlicher Anhang des Pansen erscheint und nach den netzartigen Falten seiner Innenfläche benannt wird. Der Pansen mit Netzmagen ist eine kropfartige Bildung des Oesophagus. Nachdem die Speise hier durch zufließende Sekrete erweicht ist, steigt sie mittels eines dem Erbrechen ähnlichen Vorganges durch die Speiseröhre in die Mundhöhle zurück, wird einer zweiten gründlichen Mastikation unterworfen und gleitet nun in breiiger Form durch eine Oesophagealrinne, die von der Einmündung der Speiseröhre zur dritten Magenabteilung zieht und deren wulstförmige Ränder sich jetzt aneinander schließen, in die dritte Magenabteilung, den Blättermagen oder Psalter *(Omasus).* Aus diesem kleinen, nach den zahlreichen blattartigen Falten seiner inneren Oberfläche benannten Abschnitt gelangt die Speise in den vierten Magen, den längsgefalteten Labmagen *(Abomasus),* in welchem die Verdauung unter Zufluß des Sekretes der zahlreichen Labdrüsen ihren weiteren Fortgang nimmt. Der Blättermagen ist bei den *Tylopoden* äußerlich vom Labmagen nicht abgesetzt, bei den *Traguliden* rudimentär.

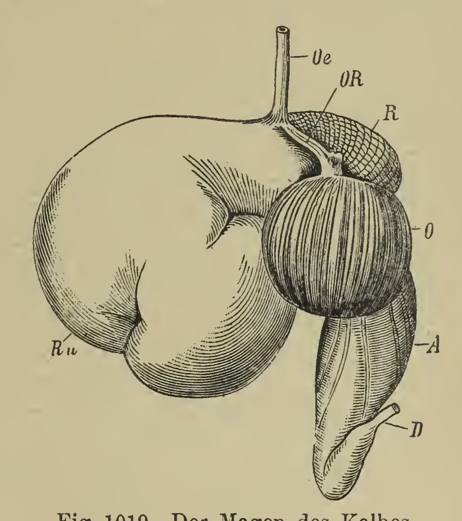


Fig. 1019. Der Magen des Kalbes.
Ru Pansen (Rumen), *R* Netzmagen (Reticulum), *O* Blättermagen (Omasus), *A* Labmagen (Abomasus), *Oe* Oesophagusende, *OR* Oesophagusrinne, *D* Anfang d. Dünndarmes.

Am Kopfe der Ruminantien sind häufig Hörner und Geweihe vorhanden.

Mit Ausnahme Australiens, wo die Wiederkäuer erst als Zuchttiere eingeführt wurden, finden sich dieselben über die ganze Erde verbreitet. Sie sind friedliebend und halten herdenweise zusammen. Leben meist polygamisch.

1. Tribus. *Tylopoda.* Geweih- und hornlose Wiederkäuer ohne Afterzehen, mit schwieliger, alle drei Phalangen deckender Sohle hinter den kleinen nagelartigen Hufen. Im Zwischenkiefer noch der laterale Schneidezahn vorhanden. Eckzähne stark, auch der untere von den Schneidezähnen getrennt. Die Knochen in Carpus und Tarsus getrennt. Blättermagen nicht abgesetzt.

Fam. *Camelidae.* Mit den Charakteren der Tribus. *Camelus bactrianus* L., zweihöckeriges Kameel, Trampeltier. Gebiß: $\frac{1}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{2}\frac{3}{3}$. Zentralasien. *C. dromedarius* L., Dromedar, einhöckeriges Kameel. Nur domestiziert bekannt. Westasien, Indien und Nordafrika. Wird auch als domestizierte Rasse des zweihöckerigen Kameels angesehen. *Lama (Auchenia) huanachus* Mol., Huanako. Domestizierte Formen desselben sind das Lama und das Alpaka. *L. vicugna* Mol., Vicugna. Westl. Südamerika.

2. Tribus. *Traguloidea.* Geweih- und hornlose Wiederkäuer mit vollständigen Seitenzehen. Obere Schneidezähne fehlen. Oberer Eckzahn vorhanden, unterer schneidezahnartig entwickelt und den Schneidezähnen angeschlossen. Blättermagen rudimentär. Placenta diffus.

Fam. *Tragulidae,* Zwerghirsche. Kleine, zierliche Tiere mit hauerartigen oberen Eckzähnen beim Männchen. Gebiß: $\frac{0}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$. *Hyomoschus aquaticus* Ogilby. Westafrika. *Tragulus kanchil* Raffl. Hinterindien, große Sundainseln.

3. Tribus. *Pecora.* In der Regel Geweihe oder Hörner tragende Wiederkäuer mit rudimentären Afterzehen. Obere Schneidezähne fehlen. Unterer Eckzahn schneidezahnartig entwickelt und den Schneidezähnen angeschlossen. Blättermagen wohlentwickelt und gesondert. Placenta mit Kotyledonen (Fig. 1020).

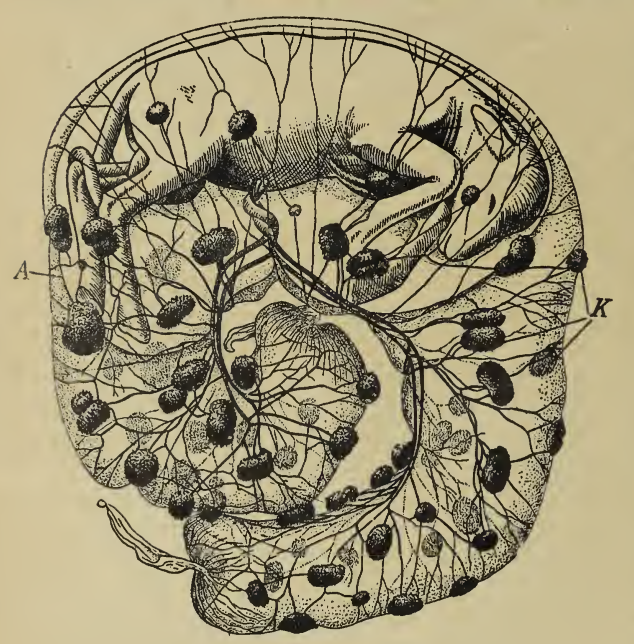


Fig. 1020. Fruchtblase mit Foetus vom Schaf (nach O. Schultze).
A Amnion, *K* Kotyledonen des Chorion.

Fam. *Cervidae,* Hirsche. Von schlankem Bau, meist mit Geweihen im männlichen Geschlecht und zwei Afterklauen. Schwanz kurz. Fehlt das Geweih, so erreichen beim Männchen die oberen Eckzähne eine bedeutende Größe und sind bei *Moschus* wurzellos. Backenzähne mit geringer Höhe der Zahnkronen. Gebiß: $\frac{0}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$ (Fig. 1018). Selten fehlt der obere Eckzahn. Von systematischer Bedeutung erscheint das Geweih, welches mit Ausnahme des Rentiers auf das männliche Geschlecht beschränkt ist; dasselbe ist ein solider Hautknochen, welcher auf einem Knochenzapfen der Stirn *(Rosenstock)* aufsitzt und sich von der kranzförmig verdickten Basis desselben *(Rose)* in regelmäßig periodischem Wechsel ablöst, um abgeworfen und erneuert zu werden. Übrigens ist dem Geweihe nicht der Wert als vornehmliches Kennzeichen zur Unterscheidung beizulegen. Die älteren Cerviden waren überhaupt geweihlos, ähnlich wie unter den jetzt lebenden Formen die einen alten Typus repräsentierende Gattung *Moschus.*

Moschus moschiferus L., Moschustier. Ohne Geweih, mit hauerartig entwickelten Eckzähnen im männlichen Geschlecht und Moschusbeutel zwischen Nabel und Rute. Im Hochgebirge Zentralasiens von Tibet bis Sibirien (Fig. 1021).

Hydropotes inermis Swinh. Geweihlos, Männchen mit großem Eckzahn. Ostchina. *Cervulus muntjac* Zimm., Muntjac. Südasien, Sumatra, Java, Borneo. *Odocoileus (Cariacus) virginianus* Bodd. Nordamerika. *O. campestris* F. Cuv., Pampashirsch. Südamerika. *Capreolus capreolus* L., Reh. Europa, Südwestasien. *Cervus aristotelis* Cuv. *C. axis* Erxl. Ostindien. *C. elaphus* L., Edelhirsch, Europa, Kleinasien. *C. canadensis* Erxl., Wapiti. Nordamerika. *C. dama* L., Damhirsch. Südeuropa, Kleinasien, Nordafrika. *Alce (Alces) alces* L. (*palmatus* Gray), Elch, Elen. Nordeuropa, Nordasien. *Rangifer tarandus* L., Rentier. In beiden Geschlechtern mit Geweihen. Arkt. Europa, Asien und Amerika.

Fam. *Bovidae (Cavicornia)*, Horntiere. Teils schlanke, teils plump gebaute Wiederkäuer, in der Regel in beiden Geschlechtern mit Hohlhörnern, die als bleibende, überaus verschieden gestaltete Hornscheiden einem Fortsatze des Stirnbeines aufsitzen und nur bei *Antilocapra* einem periodischen Wechsel unterliegen. Gebiß: $\frac{0}{3}\frac{0}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$. Die Krone der Molaren ist hoch. Den Hirschen gegenüber zeigt die Familie der Horntiere weitergreifende Spezialisierungen.

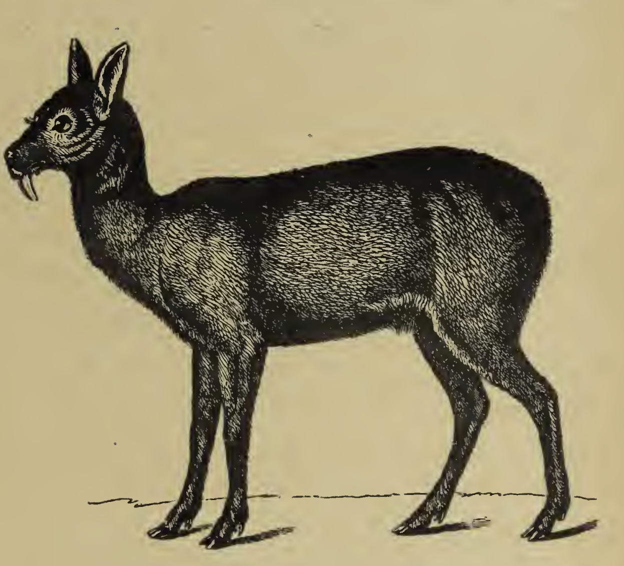


Fig. 1021. *Moschus moschiferus*, Männchen (aus Brandt und Ratzeburg). $^1/_{12}$

Bubalis boselaphus Pall., Kuhantilope. Nordafrika. *B. caama* F. Cuv., Hartbiest. *Damaliscus pygargus* Pall., Buntbock. *Connochoetes (Catoblepas) gnu* Zimm., Gnu. *Cephalophus grimmia* L. Südafrika. *Tetraceros quadricornis* Blainv. Ostindien. *Oreotragus oreotragus* Zimm. (*saltator* Bodd.). Ostafrika vom Cap bis Abessinien. *Antilope cervicapra* Pall. Ostindien. *Saiga tatarica* L., Saiga-Antilope. Südosteuropa, Westasien. *Antidorcas euchore* Forst., Springbock. Südostafrika. *Gazella dorcas* L., Gazelle. Nordafrika, Westasien. *Hippotragus equinus* Is. Geoffr., Blaubock. Südafrika. Gegenwärtig ausgerottet. *Oryx beisa* Rüpp. Nordostafrika. *O. leucoryx* Pall., Säbelantilope. Nördl. Afrika, Syrien. *Addax nasomaculata* Blainv., Mendesantilope. Nordafrika. *Boselaphus tragocamelus* Pall. Nilghai, Ostindien. *Tragelaphus scriptus* Pall. *Strepsiceros strepsiceros* Pall. (*kudu* Gray), Kudu. Zentral- und Südafrika. *Taurotragus oryx* Pall. (*canna* Desm.), Elenantilope. Ost- und Südafrika. *Rupicapra rupicapra* L., Gemse. Alpen, Karpathen, Pyrenäen, Balkan, Kaukasus. *Oreamnos (Haplocerus) montanus* Ord, Schneeziege. Felsengebirge Nordamerikas. *Budorcas taxicolor* Hdgs. Takin, Indo-China.

Antilocapra americana Ord, Gabelgemse. Hornscheide kompreß mit vorderer Zacke, wird jährlich abgeworfen. Prärien von Nordamerika.

Capra aegagrus Gm., Bezoarziege. Südosteuropa, Westasien. Stammform einiger europäischen Hausziegen. Als Stammform der meisten europäischen Hausziegenformen wird von Adametz die im Diluvium von Galizien gefundene *Capra*

prisca angesehen. *C. falconeri* Wagn. Markhor, Schraubenhornziege. Himalaja, Afghanistan. *C. ibex* L., Steinbock. Alpen. *Ammotragus lervia* Pall. (*tragelaphus* Desm.). Mähnenschaf. Nordafrika. *Ovis poloi* Blyth, Pamirschaf. Pamir, Thianschan. *O. ammon* L. (*argali* Pall.), Argali. Mittel- und Ostasien. *O. musimon* Schreb., Mufion. Sardinien, Korsika. *O. cycloceros* Hutt. (*arkal* Brdt.), Steppenschaf. Tibet bis Westasien. Die beiden letztgenannten Arten sind die Stammformen der europäischen Hausschafe, erstere der Haidschnuke und des Marschschafes, letztere der Merinos, Zackelschafe und mitteleuropäischen Landschafe.

Ovibus moschatus Zimm., Moschusochs. Grönland. Arkt. Nordamerika.

Anoa depressicornis H. Sm. Celebes. *Buffelus (Bubalus) bubalus* L., Büffel. Ostindien. Domestiziert auch in Südosteuropa, Ägypten, Westasien. *B. caffer* Sparrm. Ost- und Südafrika. *Bibos gaurus* H. Sm., Gaur. Ostindien. *B. sondaicus* Müll. Schl., Banteng. Indochina, Java, Borneo. Stammform des südasiatischen Hausrindes. *B. indicus* L., Zebu, Buckelochs. Vielleicht domestizierte Form des Banteng. Südasien, Afrika. *Poëphagus grunniens* L., Yak, Grunzochs. Zentralasien. *Bison bonasus* L., Wisent, mit Unrecht Auerochs genannt. Früher im mittleren Europa weit verbreitet, gegenwärtig auf einen Fichtenwald im Bezirk Zelentschik im Kaukasus und auf den Wald von Bialowicza beschränkt, hier von der russischen Regierung gehegt. *B. bison* L. (*americanus* Gm.). Nordamerika. *Bos primigenius* Bojan., Ur, Urochs, Auerochs. In historischer Zeit ausgerottet, früher in Europa verbreitet. Die Stammform des europäischen Steppenrindes, Niederungsrindes und des Frontosusrindes. Die übrigen europäischen Hausrinder werden auf eine zweite europäische, gegenwärtig ausgestorbene Wildform (*Bos europaeus brachyceros*, vielleicht der polnische Tur) zurückgeführt (Adametz).

Fam. *Giraffidae*. Mit wenigstens zwei von der behaarten Haut überzogenen Hornzapfen an der Stirne. Seitenzehen und -Finger fehlen. Gebiß: $\frac{0}{3}\,\frac{0}{1}\,\frac{3}{3}\,\frac{3}{3}$. *Okapia johnstoni* Scl., Okapi. Zentralafrika. *Giraffa camelopardalis* L. Giraffe. Mit sehr langem Hals und langen Vorderbeinen. Afrika.

9. Ordnung. **Sirenia (Seekühe).**[1]

Monodelphe, im Wasser lebende plumpe Säugetiere mit flossenförmigen, im Ellbogengelenk beweglichen Vordergliedmaßen, ohne Hintergliedmaßen, mit horizontaler Flosse am Schwanze. Gebiß herbivor, reduziert.

Die Sirenen gleichen in ihrer Erscheinung den Walen, weichen von denselben jedoch in zahlreichen wesentlichen Charakteren ab; Bau und fossile Übergangsformen weisen auf die Ableitung der Sirenen von primitiven Ungulaten (Condylarthra) und vielleicht gemeinsamen Ursprung mit den Proboscideen, so daß die Übereinstimmung in der dem Wasseraufenthalte angepaßten Körperform mit Walen auf konvergente Entwicklung zurückgeführt werden muß. Der spindelförmige Leib mit dem ventral ab-

---

[1]) J. F. Brandt, Symbolae sirenologicae. Mém. Ac. St. Pétersbourg. 1845—1869. J. Murie, On the form and structure of the Manatee. Trans. Zool. Soc. London. VIII. 1872, ferner IX. 1879. C. Hartlaub, Beiträge zur Kenntnis der Manatus-Arten. Zool. Jahrb. I., 1886. W. Kükenthal, Vergl. anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien. IV. Jena 1897. L. v. Lorenz, Das Becken der Steller'schen Seekuh. Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien, XIX. 1904. E. Matthes, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sirenen. I. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. LIII. 1915. Vergl. ferner die Arbeiten von Vrolik, Harting, Gill, H. Dexler u. L. Freund u. a.

gesetzten Kopfe endet mit mäßig breiter horizontaler Hautflosse (Fig. 1022). Die Vorderextremitäten sind im Ellbogengelenk bewegliche Flossen, die fünffingerige Hand trägt bei *Trichechus (Manatus)* rudimentäre Nägel. Die Hinterextremität fehlt bis auf Reste des Beckens, die mit einem Wirbel der Wirbelsäule ligamentös verbunden sind. Die Haut ist dick und spärlich beborstet. Der Schädel schließt sich im Bau an jenen der Huftiere an, in gleicher Weise das Gebiß und die innere Organisation. Der Mund ist von einer wulstigen Oberlippe gedeckt. In der Mundhöhle finden sich am Intermaxillare und dem Vorderabschnitte des Unterkiefers Hornplatten. Im Gebiß sind Schneidezähne und Eckzähne rückgebildet bis auf einen Schneidezahn im Oberkiefer bei *Halicore*, der sich beim Männchen zu einem wurzellosen Stoßzahn ausbildet. Von Backenzähnen finden sich nur Molaren, bei *Trichechus (Manatus)* bis acht, selten mehr als sechs in jeder Kieferhälfte, die einem horizontalem steten Wechsel von hinten nach vorn unterliegen, indem die vorn ausfallenden Zähne durch am Hinterende der Reihe



Fig. 1022. ***Trichechus manatus (Manatus latirostris)*** (nach Murie). $^1/_{20}$

neuentstehende Zähne ersetzt werden. Sie sind mit zwei Jochen versehen; bei *Halicore* finden sich 5—6 Backenzähne, von denen die vorderen 2—3 ausfallen. *Hydrodamalis (Rhytina)* war zahnlos.

Die Zitzen sind bruständig, der Uterus zweihörnig, die Placenta gürtelförmig.

Die Sirenen nähren sich an der Meeresküste von Pflanzen, steigen auch weit in die Flußmündungen.

Fam. *Trichechidae.* Gebiß nur aus selten mehr als 6 Molaren mit fortgesetztem horizontalen Wechsel. Schwanzflosse spatelförmig. *Trichechus manatus* L. (*Manatus latirostris* Harl.), amerikanischer Manati. Küsten Amerikas von Florida bis Nordbrasilien. Antillen (Fig. 1022). *T. senegalensis* Desm. Westafrika.

Fam. *Halicoridae.* Mit einem oberen Schneidezahn, der sich beim Männchen zu einem Stoßzahn entwickelt. $\frac{5}{5}$ bis $\frac{6}{6}$ Molaren, die später stiftförmig werden und von denen die vorderen 2 bis 3 Zähne ausfallen. Schwanzflosse in zwei seitliche Lappen ausgezogen. *Halicore dugong* Erxl., Dugong. Ind. Oz.

Fam. *Hydrodamalidae.* Zahnlos. Schwanzflosse halbmondförmig. *Hydrodamalis gigas* Zimm. (*Rhytina stelleri* Retz.), Stellersche Seekuh, Borkentier. Beringsmeer. War bis 8 m lang. Seit erster Hälfte des 19. Jahrhunderts ausgestorben.

10. Ordnung. **Primates.**[1]

Monodelphe Säugetiere mit vollständigem heterodonten Gebiß, Vorder- und Hinterextremitäten mit fünf Fingern, deren erster in der Regel opponierbar; meist mit Plattennägeln. Augenhöhlen nach vorn gerichtet.

Die Primates, zu denen die Affen und Halbaffen gehören, sind Klettertiere, deren Vorder- und Hinterextremitäten mit ihren fünf freien Fingern und Zehen durch die Opponierbarkeit des Daumens, beziehungsweise der großen Zehe als Hand- und Greiffuß entwickelt sind. Die Endphalangen der Extremitäten sind meist mit Plattennägeln, seltener mit Kuppennägeln oder Krallen bewaffnet. Das Gebiß ist in der Regel vollständig und heterodont.

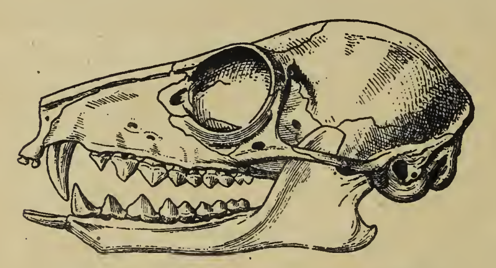


Fig. 1023. Schädel von *Lemur varius* (nach A. Milne Edwards und Grandidier).



Fig. 1024. *Chiromys madagascariensis* (aus Vogt und Specht). ca. 1/5

1. Unterordnung. *Prosimiae, Halbaffen.* Primaten mit insectivorenähnlichem Gebiß, ohne geschlossene Augenhöhlen.

Die Halbaffen zeigen in Erscheinung und Lebensweise viel Ähnlichkeit mit den Affen. Ihr schlanker Körper trägt ein dichtes, oft wolliges Haarkleid und erscheint zum Baumleben vorzüglich eingerichtet. Der raubtier-

[1]) J. B. Audebert, Histoire naturelle des Singes et des Makis. Paris 1797. H. Schlegel, Monographie des Singes. Leide 1876. H. O. Forbes, A Handbook to the Primates. 2 Vls. London 1894. H. Winge, Jordfundne og nulevende Aber (Primates). E Museo Lundi. Kjövenhavn 1895. A. Milne Edwards et Grandidier, Madagascar, Histoire naturelle des Mammifères. Paris 1875. W. Leche, Untersuchungen über das Zahnsystem lebender und fossiler Halbaffen. Festschr. f. Gegenbaur. III. Leipzig 1896. E. Selenka, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. Heft 7—11. Menschenaffen etc. Wiesbaden 1898—1913. A. A. W. Hubrecht, Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verh. Akad. Amsterdam 1902. D. G. Elliot, A Review of the Primates. 3. Bde. New-York 1912. K. Toldt jun. Über Hautzeichnung bei dichtbehaarten Säugetieren, insbesondere bei Primaten. Zool. Jahrb. XXXV. 1913. M. Kollmann et L. Papin, Études sur les Lémuriens. I. Ann. scienc. natur. 1914. Außerdem vgl. die Arbeiten von Vrolik, Duvernoy, Geoffroy St. Hilaire, Mivart, Owen, Turner, Gray, v. Bischoff, Huxley, Zuckerkandl u. a.

ähnliche Kopf besitzt ein behaartes Gesicht und große Augen. Das Gebiß erinnert an jenes der Insectivoren (Fig. 1023). Meist finden sich je zwei Schneidezähne, von denen die oberen klein bleiben und durch eine weite mediane Lücke von denen der anderen Seite getrennt sind, die unteren lang sind und mehr oder minder horizontal stehen. Denselben hat sich der untere Eckzahn in seiner Form adaptiert, während der erste untere Praemolar die stark vorstehende Form des Eckzahnes gewonnen hat. Den meist in der Dreizahl auftretenden drei- bis vierhöckerigen Praemolaren folgen drei Molaren. Der Unterkiefer bleibt mit persistenter Trennung seiner beiden Hälften im Kinnwinkel. Von den Extremitäten sind die vorderen kürzer als die hinteren. Die Halbaffen haben bereits die Hände und Greiffüße der Affen, ebenso auch Plattennägel an Fingern und Zehen, die zweite Zehe des Fußes stets ausgenommen, welche mit einer langen Kralle bewaffnet ist (Fig. 1025); dazu kann noch eine Kralle der Mittelzehe kommen. *Chiromys* besitzt Krallennägel, einen Plattennagel bloß an der opponierbaren Innenzehe der hinteren Extremität. Der Schwanz zeigt sehr verschiedene Größe und Entwicklung, ist jedoch nie ein Greifschwanz.



Fig. 1025. *Galago galago* (aus Vogt und Specht). 1/4

Die mehr oder minder nach vorn gerichteten Augenhöhlen sind zwar von einem Orbitalring vollständig umrandet, indessen gegen die Schläfengrube in der Regel nicht geschlossen. Stets ist die Clitoris von der Urethra durchbohrt. Uterus zweihörnig. Meist sind mehrere an Brust und Bauch gelegene Zitzenpaare vorhanden. Placenta diffus, bei *Tarsius* discoidal.

Die Halbaffen bewohnen ausschließlich die heißen Gegenden der alten Welt, vornehmlich Madagaskar, ferner Afrika und Südasien. Sie sind fast sämtlich Nachttiere, klettern sehr geschickt, aber träge und langsam und ernähren sich von Früchten, Insekten und kleinen Wirbeltieren.

Nach dem Vorgang M. Webers werden die Prosimiae am besten in zwei Untergruppen geteilt.

1. Sektion. *Tarsoidea* Untere Schneidezähne vertikal, untere Eckzähne von gewöhnlicher Form. Obere Schneidezähne aneinander geschlossen. Orbita bis auf eine Fissur von der Schläfengrube getrennt. Placenta discoidal.

Fam. *Tarsiidae,* Langfüßer. Mit kurzem Kopf, großen Ohren und Augen, stark verlängertem Calcaneus und Naviculare und langem Schwanz. Außer der zweiten Zehe auch die Mittelzehe mit einer Kralle bewaffnet. Ähneln in ihrer Erscheinung den

Haselmäusen, in ihren Bewegungen den Eichhörnchen. *Tarsius tarsius* Erxl. (*spectrum* Pall.), Gespenstmaki. Waldungen der Sundainseln.

2. Sektion. *Lemuroidea.* Untere Schneidezähne und schneidezahnartiger Eckzahn nach vorn gerichtet. Obere Schneidezähne durch ein Intervall getrennt. Orbita mit Orbitalring, in weiter Verbindung mit der Schläfengrube. Placenta diffus.

Fam. *Lemuridae,* Fuchsaffen, Makis. Haarkleid wollig. Hinterbeine wenig länger als die Vorderbeine. Schwanz lang. Gebiß: $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$ (Fig. 1023). *Lemur varius* Is. Geoffr. *L. macaco* L. Männchen schwarz, Weibchen rot. *L. mongoz* L. *L. catta* L. *Hapalemur griseus* E. Geoffr. *Microcebus pusillus* E. Geoffr. *Chirogale* E. Geoffr. Madagaskar.

Fam. *Indrisidae.* Hinterbeine lang, die Zehen, mit Ausnahme des Hallux, durch eine Haut verbunden. Schwanz von verschiedener Länge. *Indris (Lichanotus) brevicaudatus* E. Geoffr., Indri. *Propithecus diadema* Benn. Vliessmaki. Madagaskar.

Fam. *Chiromyidae.* Mit nagetierähnlichem Gebiß: $\frac{1}{1}\frac{0}{0}\frac{1}{0}\frac{3}{3}$. Mit Krallennägeln an den verlängerten dünnen Fingern und Zehen. Nur die opponierbare große Zehe des Hinterfußes endet mit einem Plattennagel. *Chiromys madagascariensis* E. Geoffr. Aye-Aye, Fingertier. Madagaskar (Fig. 1024).

Fam. *Galaginidae.* Kleine Halbaffen, deren hintere Gliedmaßen viel länger als die vorderen sind. Tarsus sehr lang. *Galago (Otolicnus) galago* Schreb. Trop. Afrika (Fig. 1025). *G. crassicaudatus* E. Geoffr. Ostafrika.

Fam. *Nycticebidae.* Körper meist plump. Vorder- und Hintergliedmaßen ziemlich gleich lang Zeigefinger rudimentär. Tarsus kurz. Schwanz kurz oder fehlt. *Perodicticus potto* Bosman. Westafrika. *Nycticebus tardigradus* L., Plumplori. Ostindien bis Java. *Loris (Stenops) gracilis* E. Geoffr., Schlanklori. Ostindien, Ceylon.

2. Unterordnung. *Simiae, Affen.* Primaten mit geschlossener Augenhöhle, mit meißelförmigen, in geschlossener Reihe stehenden Schneidezähnen.

Der Körperbau der Affen erscheint in der Regel schlank und grazil, wie ihn die schnellen und leichten Bewegungen von Baumtieren voraussetzen, indessen kommen auch plumpe, schwerfällige Gestalten vor, die, wie die Paviane, Waldungen meiden und felsige Gebirgsgegenden zu ihrem Aufenthalte wählen. Mit Ausnahme des stellenweise kahlen menschenähnlichen Gesichtes und schwieliger Teile des Gesäßes (Gesäßschwielen) trägt der Körper ein mehr oder minder dichtes Haarkleid, welches sich nicht selten an Kopf und Rumpf in Form von Quasten und Mähnen verlängert. Die Haut ist bei einzelnen Arten in bestimmter lokaler Verteilung stark im Corium pigmentiert und erscheint dann unabhängig von der Haarfärbung symmetrisch licht und dunkel gezeichnet. Die kahlen Körperstellen zeichnen sich oft durch lebhafte rote oder blaue Färbung aus.

Im Zusammenhange mit der Größenzunahme des Gehirnes wird die Schädelkapsel runder und das Foramen magnum rückt allmählich mehr und mehr von der hinteren Fläche nach unten herab. Auch die Ohrmuschel hat etwas Menschenähnliches, ebenso die Stellung der nach vorne gerichteten Augen, deren Höhlen gegen die Schläfengruben vollkommen geschlossen sind (Fig. 1026). Von den Extremitäten sind die vorderen meist länger als die hinteren. Ein Schlüsselbein ist stets vorhanden. Der Unterarm gestattet eine Drehung des Radius um die Ulna (Pronatio und Supinatio) der Hand, deren Finger, die Krallaffen ausgenommen, Kuppen- oder Platten-

nägel tragen. Der Daumen kann rudimentär sein oder fehlen. Das Becken ist lang und gestreckt, wird aber bei den Anthropomorphen niedriger, mehr und mehr dem menschlichen ähnlich, wenngleich es immer flacher bleibt. Tibia und Fibula bleiben stets beweglich gesondert. Die hintere Extremität endet in allen Fällen mit einem kräftig entwickelten Greiffuß, den man nach Knochenbau und Anordnung der Muskulatur in keiner Weise berechtigt ist, als Hand zu bezeichnen. Überall trägt die opponierbare große Zehe einen Plattennagel, während die übrigen Zehen mit Krallen bewaffnet sein können (Krallaffen). Die Sohlenfläche von Hand und Fuß ist nackt. Die Länge des Schwanzes ist eine sehr verschiedene; zuweilen erscheint er als Greifschwanz ausgebildet.

Das Gebiß (Fig. 1027, 1028) enthält in jedem Kiefer vier meißelförmige Schneidezähne, welche in geschlossener Reihe stehen, stark vortretende konische Eckzähne und bei den Affen der alten Welt und den Krallaffen fünf, bei den übrigen Affen der neuen Welt sechs stumpfhöckerige Backenzähne. Die Größe der fast wie bei den Raubtieren vorstehenden Eckzähne bedingt das Vorhandensein einer ansehnlichen Zahnlücke zwischen dem Eckzahne und ersten Backenzahne des Unterkiefers.

Rücksichtlich der inneren Organe ist im Vergleiche zu den übrigen Säugetieren eine Reduktion des Geruchsorganes hervorzuheben. Der Uterus ist stets ein Uterus simplex, die Placenta discoidal. Die Milchdrüsen und Zitzen sind brustständig und nur in einem Paare vorhanden. Das Weibchen bringt nur ein Junges (seltener zwei) zur Welt, welches mit großer Liebe geschützt und gepflegt wird. In

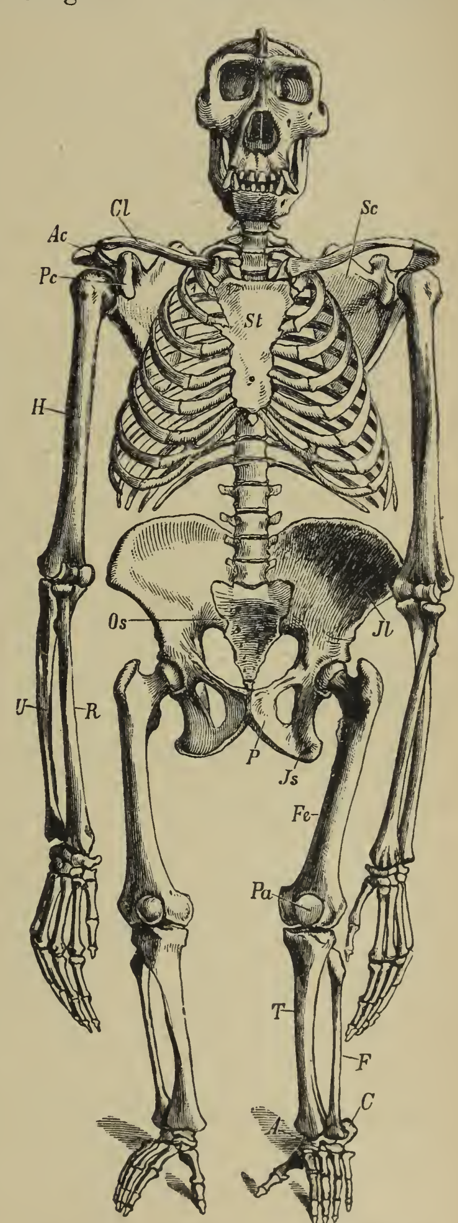


Fig. 1026. Skelet von *Gorilla gorilla*.

St Sternum, *Sc* Scapula, *Ac* Acromion, *Pc* Processus coracoideus, *Cl* Clavicula, *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *Os* Os sacrum, *Jl* Os ilium, *Js* Os ischii, *P* Os pubis, *Fe* Femur, *Pa* Patella, *T* Tibia, *Fi* Fibula, *C* Calcaneus, *A* Astragalus.

psychischer Hinsicht stehen diese Tiere neben dem Hund, Elefant u. a. an der Spitze der Säugetiere.

Die meisten Affen leben in Waldungen der heißen Klimate, nur wenige einsiedlerisch, die meisten halten sich in größeren Gesellschaften zusammen, deren Führung das größte und stärkste Männchen übernimmt. Sie nähren sich vornehmlich von Früchten und Sämereien, jedoch auch von Insekten, Eiern und Vögeln.

Unter den fossilen Formen haben großes Aufsehen die von E. Dubois im unteren Pleistocän auf Java gefundenen Reste (Schädeldach, Femur und Zähne) eines anthropomorphen Affen, *Pithecanthropus erectus,* als menschenähnliche Übergangsform erregt.

1. Sektion. *Platyrhina,* Plattnasen. Affen der neuen Welt mit drei Praemolaren in jeder Kieferhälfte (Fig. 1027). Knorpelige Nasescheidewand breit, Nasenlöcher seitlich gerichtet. Backentaschen und Gesäßschwielen fehlen überall.

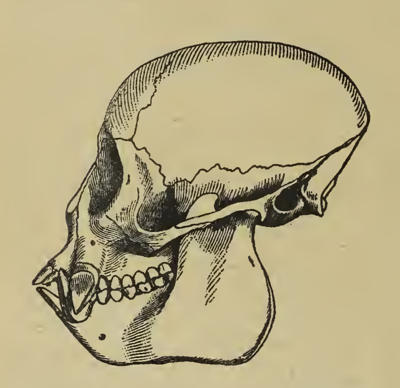


Fig. 1027. Schädel von *Pithecia satanas.*

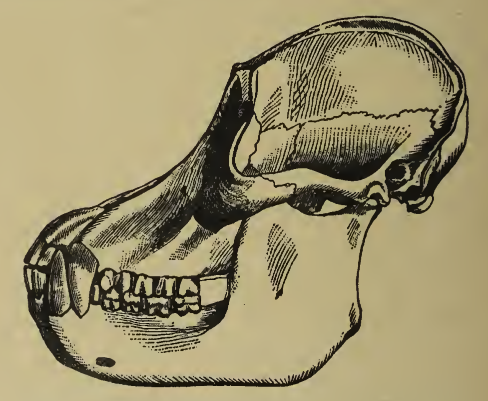


Fig. 1028. Schädel von *Pongo pygmaeus.*

Fam. *Hapalidae (Arctopitheci),* Krallaffen. Von geringer Körpergröße, mit behaarten Ohren, mit langem, buschig behaartem Schwanz. Mit Krallen, nur die große Zehe trägt einen Plattennagel. Daumen nicht opponierbar. Gebiß: $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{2}{2}$. Sie werfen zwei, selbst drei Junge und nähren sich von Eiern, Insekten und Früchten. *Callithrix (Hapale) jacchus* L., Sahui, Ouistiti, Seidenäffchen. *Midas rosalia* L., Löwenäffchen, Brasilien.

Fam. *Cebidae.* Finger und Zehen mit Plattennägeln. Daumen opponierbar, fehlt zuweilen. Gebiß: $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$ (Fig. 1027). Schwanz häufig ein Greifschwanz. *Aotus (Nyctipithecus) trivirgatus* Humboldt, Nachtaffe. Guiana, Peru. *Saïmiri (Chrysothrix) sciureus* L., Saimiri. Brasilien, Guiana. *Callicebus (Callithrix) personatus* E. Geoffr., Springaffe. Brasilien. *Pithecia satanas* Hffm. Para. *Cebus capucinus* L., Kapuzineraffe. Guiana, Brasilien bis Paraguay. *Lagothrix lagotrica* Humb., Wollaffe. *Ateles paniscus* L., Koaita. Guiana, Brasilien. *Alouata (Mycetes) seniculus* L., Brüllaffe. Mit trommelförmigem gehöhlten Zungenbeinkörper. Südamerika.

2. Sektion. *Catarrhina,* Schmalnasen. Affen der alten Welt mit schmaler Nasenscheidewand. Nasenlöcher nach vorne gerichtet. Nur zwei Praemolaren in jeder Kieferhälfte. Gebiß: $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{3}{3}$ (Fig. 1028). Backentaschen und Gesäßschwielen meist vorhanden. Der Schwanz ist niemals ein Greifschwanz, in einigen Fällen stummelförmig oder fällt als äußerer Anhang weg.

Fam. *Cercopithecidae.* Catarrhinen mit schmalem Sternum. Vorderextremitäten nicht länger als die Hinterbeine. Gesäßschwielen sind stets, Backentaschen meist vorhanden. *Papio (Cynocephalus) maimon* L., Mandrill. Westafrika. *P. hamadryas* L., großer Pavian, Mantelpavian. Arabien, Abessinien, Sudan. Heiliger Affe der alten Ägypter. *P. porcarius* Bodd. Südafrika. *Theropithecus gelada* Rüpp., Dschelada. Gebirge von Abessinien. *Cynomolgus fascicularis* Raffl. (*cynomolgus* Blyth), Makak. Siam, Sundainseln. *Macacus nemestrinus* L., Schweinsaffe. Malakka, Sumatra, Java, Borneo. *M. inuus* L. (*Inuus ecaudatus* E. Geoffr.), Magot. Schwanzlos. Nordwestafrika, Gibraltar. *M. rhesus* Audeb. Ostindien. *Cercopithecus sabaeus* L., grüne Meerkatze. Ostafrika. *Colobus abyssinicus* Ok. (*guereza* Rüpp.), Stummelaffe. Daumen stummelförmig. Abessinien. *Nasalis larvatus* Wurm., Nasenaffe. Borneo. *Semnopithecus entellus* Dufr. Hulman. Ostindien. Als heiliger Affe von den Hindus verehrt. *S. maurus* Schreb., Budeng. Malakka, Sumatra, Java.

Fam. *Hylobatidae,* Gibbons, Langarmaffen. Catarrhinen mit breitem Sternum. Vorderextremitäten auffallend lang. Backentaschen fehlen. Mit kleinen Gesäßschwielen. Schwanzlos. *Hylobates syndactylus* Desm., Siamang. Sumatra. *H. lar* L. Malakka.

Fam. *Anthropomorphae.* Catarrhinen mit breitem Sternum. Vorderextremitäten länger als die hinteren. Backentaschen und Gesäßschwielen fehlen. Schwanzlos. Schädel mit Augenbrauenwülsten. Hierher gehören die größten Affen. *Pongo pygmaeus* L. (*Simia satyrus* L.), Orang-Utan. Borneo. *Simia satyrus* L. (*Anthropopithecus [Troglodytes] troglodytes* L.), Schimpanse. Lebt in kleineren Gesellschaften. Soll sich auf Bäumen ein Nest mit Schutzdach bauen. Zentralafrika. *Gorilla gorilla* Wym. (*gina* Is. Geoffr.), Gorilla. Lebt gesellig in Wäldern. Westafrika. Wird bis 2 Meter hoch (Fig. 1029). *G. beringei* Mtsch. Berggorilla. Zentralafrika.



Fig. 1029. *Gorilla gorilla* (aus Vogt und Specht). ¹/₁₈

An die Catarrhinen schließt sich der Mensch[1]) an, über dessen Stellung in der Klasse der Säugetiere man verschiedener Meinung ist, je nach dem Werte, welcher den Eigentümlichkeiten seines körperlichen Baues beigelegt

[1]) Th. H. Huxley, Zeugnisse für die Stellung der Menschen in der Natur. Braunschweig 1863.

wird. Während C u v i e r, O w e n und andere für den Menschen eine besondere Ordnung *(Bimana)* aufstellen, schätzen Forscher, wie H u x l e y und seine Anhänger, die Merkmale, welche den Menschen von den anthropoiden Affen unterscheiden, weit geringer und schlagen dieselben im Anschluß an die Auffassung L i n n é s, welcher den Menschen mit den Affen in seiner Ordnung der *Primates* vereinigte, nicht höher als Familiencharaktere an.

REGISTER.


UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 069460530